

UNIVERSIDAD AUTONOMA DE BAJA CALIFORNIA

ESCUELA SUPERIOR DE CIENCIAS MARINAS

Estudio sobre superposición de nicho, su relación con el sedimento y espectro del tamaño de grano consumido en tres especies de callianasidos (Crustacea:Decapoda:Thalassinidea).

Tesis que para obtener el título
de oceanólogo presenta

Gustavo de Ita Gargallo.

Invierno 1982.

A mis padres, hermanos y amigos.

A mis maestros.

Agradecimientos:

. A Elizabeth Orellana por su dirección, a Guillermo Villareal por sus consejos y apoyo, a Arturo por su generosidad, y a todos aquellos que de alguna manera contribuyeron a la consecución de este trabajo.

RESUMEN

Se elaboró un estudio con el objetivo de determinar el grado de superposición de tres poblaciones de Callinassidos (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea) en el uso del recurso espacio, así como la determinación del espectro de alimentación de cada especie a través del tamaño de grano consumido, en la región del Estero de Punta Banda, Baja California. Se caracterizaron habitats mediante análisis sedimentológico y lecturas de paisaje a lo largo de dos transectos. La biomasa para cada especie se da como peso seco. Mediante una correlación de rangos de Spearman se analiza la relación entre el tamaño medio de grano del sedimento y la distribución de la biomasa, y por histogramas se analiza la distribución de la biomasa entre los habitats. La independencia en la distribución entre especies se obtuvo por medio de una tabla de contingencia 2 X 2 y la fuerza de asociación mediante el coeficiente de asociación V. La amplitud de nicho y la superposición de nicho se evaluaron por el método de Colwell y Futuyma (1971) y por el método de Hulbert (1978). El espectro del tamaño de grano consumido se obtuvo por análisis de regresión entre el tamaño de grano consumido y la longitud de cefalotorax. Finalmente por medio de histogramas se analiza la distribución de las distintas longitudes de cefalotorax entre los diferentes habitats. Los habitats determinados son: bancos de arcilla, planicies arenosas, canales y zonas de transición. No se encontró una correlación significativa entre la biomasa y el tamaño medio de grano del sedimento. La anchura de nicho refleja la amplia distribución de C. gigas entre los habitats, siendo más restringida la de C. californiensis y mucho más la de U. pugettensis. La mayor superposición es la del par C. californiensis-C. gigas y la menor la del par C. californiensis-U. pugettensis encontrándose la de C. gigas-U. pugettensis en una situación intermedia. Las poblaciones de C. californiensis y U. pugettensis aparecieron distribuidas en forma dependiente y asociadas negativamente. La distribución de C. gigas aparece es independiente de la distribución de las otras dos especies. Todas las especies muestran una fuerte correlación positiva entre el diámetro medio de grano ingerido y la longitud del cefalotorax. La superposición trófica potencial es baja entre C. californiensis y U. pugettensis. El rango trófico de C. gigas se superpone ampliamente con los rangos de las otras dos especies. Se postula a U. pugettensis como la especie más especializada, restringida a habitats estrechos y rangos tróficos estrechos. C. californiensis usa un rango más amplio de habitats, pero está restringida a un rango trófico estrecho. En ambas especies la presencia y abundancia es determinada por la proporción de recursos requeridos. C. gigas es la única especie cuya presencia y abundancia es determinada por interacciones competitivas.

INDICE

	Pag.
1. Introducción	1
2. Antecedentes	3
3. Objetivo	5
4. Localización del area de estudio	6
5. Materiales y métodos	8
5.1. Campo	8
5.2. Laboratorio	10
5.2.1. Análisis de sedimento	10
5.2.2. Análisis biológico	13
5.2.3. Análisis estadístico	14
6. Resultados	18
6.1. Lectura de paisaje	18
6.2. Sedimento	20
6.3. Habitat	25
6.4. Biomasa	28
6.5. Análisis de distribución	31
6.6. Independencia de distribución y medidas de nicho	36
6.7. Espectro del tamaño de grano consumido	39
6.8. Distribución de las longitudes de cefalotorax de las especies en los diferentes habitats	46
7. Discusión	48
8. Conclusiones	55
9. Recomendaciones	56
10. Literatura citada	57
Apéndice	64

INDICE DE FIGURAS

	Pag.
Fig. 1 Localización del area de estudio y la zona de muestreo A. -----	7
Fig. 2 Distribución de habitats. Transecto 1 y 2. -----	27
Fig. 3 Distribución de la biomasa. (gr peso seco). -----	33
3a Ambos transectos.	
3b Transecto 1.	
3c Transecto 2.	
Fig. 4 Distribución de la biomasa en por ciento del peso total entre los habitats por especie. -----	34
4a Ambos transectos.	
4b Transecto 1.	
4c Transecto 2.	
Fig. 5 Líneas de regresión del tamaño de grano ingerido contra la longitud del cefalotorax. -----	43
Fig. 6 Espectro de los tamaños de grano consumidos por especie. -----	45
Fig. 7 Distribución de frecuencias de longitud de cefalotorax de las especies por habitat. -----	47

INDICE DE TABLAS

	Pag.
Tabla 1. Tabla de contingencia 2 X 2. -----	14
Tabla 2. Matriz de recursos. -----	15
Tabla 3A Contenido de grava y arena. Transectos 1 y 2. ----	22
Tabla 3B Contenido de arcilla-limo y arcilla. Transectos 1 y 2. -----	23
Tabla 3C Tamaño medio de grano y grado de sorteo. Transectos 1 y 2. -----	24
Tabla 4. Caracterización sedimentológica de los habitats. --	26
Tabla 5. Biomasa por especie. -----	29
Tabla 6. Biomasa por especie y porcentaje del total por transecto y para los transectos combinados. ---	30
Tabla 7. Correlación de rangos de Spearman entre la biomasa y el tamaño medio de grano del sedimento para cada especie y profundidad. -----	31
Tabla 8. Distribución de la biomasa y porcentaje de la biomasa total entre los diferentes habitats. -----	32
Tabla 9. Independencia de distribución y coeficientes de asociación por pares de especies. -----	36
Tabla 10 Amplitud y superposición de nicho. -----	38
Tabla 11 Tamaño de grano consumido por las diferentes longitudes de <u>C. californiensis</u> . -----	40
Tabla 12 Tamaño de grano consumido por las diferentes longitudes de <u>C. gigas</u> . -----	41
Tabla 13 Tamaño de grano consumido por las diferentes longitudes de <u>U. pugettensis</u> . -----	42

1. INTRODUCCION

Existen múltiples formas de interacción entre especies, las cuales pueden llevar a limitar la distribución de las mismas en una localidad (Krebs, 1978). Una de esas formas de interacción es la competencia, la cual se da inter o intraespecíficamente cuando varios organismos usan los mismos recursos o viven en el mismo lugar, pudiendo algunas poblaciones desplazar a otras por medio de interacciones agresivas (Margalef, 1977), en otros casos, las distribuciones de especies muy cercanas filogenéticamente no se superponen (Brian, 1952, en Margalef, 1977); así mismo algunas especies pueden desarrollar diferencias en dieta o en preferencias de habitat como un resultado de las presiones de competencia (Krebs, 1978; Odum, 1972).

Las ideas básicas sobre el fenómeno de competencia como se conoce actualmente parten de las investigaciones de Lotka (1925), Volterra (1928, 1931) y Gause (1934) que establecen que la coexistencia estable de competidores potenciales depende de las diferencias en la utilización del o los recursos limitantes.

Gause (1934) afirma también que el modelo de Lotka-Volterra "no permite ningún equilibrio entre especies en competencia que ocupen el mismo nicho ecológico (función de un organismo en una comunidad), llegandose al punto donde una especie desplaza a la otra".

En poblaciones naturales, no obstante, se observa frecuentemente la existencia de especies fuertemente relacionadas filogenéticamente que viven juntas y aparentemente en el mismo habitat (Odum, 1972; Hutchinson, 1961, en Margalef, 1977), a este tipo de observaciones se les conoce como la paradoja ecológica de la competencia (Krebs, 1978).

Existen algunas hipótesis que aceptan la coexistencia estable de competidores reteniendo la presunción de la existencia de un recurso limitante común (Hutchinson, 1951,1965; Skellam, 1951); sin embargo estas en general son producto de modificaciones al modelo básico de Lotka-Volterra (ej. Koch, 1974a,1974b), y poseen una dificultad que es el que hipótesis de esta naturaleza se mantienen a menudo solo para el modelo del cual fueron derivadas y no son aplicables a modelos reales o de campo (Krebs, 1978).

De esto se desprende que es necesario el describir un mayor número de sistemas en posible competencia con un recurso limitante común, para lograr una mayor comprensión del fenómeno de existencia estable de dos o más especies en competencia; con lo cual en algún momento se podrá definir un modelo más general y apropiado para dar así la alternativa al principio de exclusión competitiva.

2. ANTECEDENTES

Durante la elaboración del estudio titulado Estudio preliminar sobre estructura y dinámica poblacional de Callianasa californiensis Dana con observaciones en Upogebia pugettensis Dana (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea) en el Estero de Punta Banda B.C. (Alvarez, et. al., 1978), se observó la presencia de miembros de una especie en localidades que en general se podían atribuir a otra especie; por lo que esta situación simpátrica de las diferentes especies aunado al conocimiento de su relación filogenética, hábitos de alimentación e historia natural, sugerían una interesante situación de posible competencia estable por espacio y alimento; esta interrogante y su relación con el principio de exclusión competitiva son el motivador inicial del presente planteamiento.

En la literatura se establece que las dos especies mencionadas anteriormente junto con Callianasa gigas ocurren simpátricamente y bajo condiciones similares. Las tres viven en madrigueras y se encuentran muy cercanas filogenéticamente (Stevens, 1928).

Callianasa californiensis se presenta en diversos tipos de sedimentos que van desde limos arcillosos a arenas medias y ocupando desde el nivel medio a alto de entremareas, lugar en que constantemente se encuentran construyendo madrigueras (MacGinitie, 1934). En Callianasa gigas se observa aparentemente el mismo tipo de comportamiento (Stevens, 1928).

Upogebia sp. se encuentra generalmente en suelos arcillosos y limos arenosos en la zona media y baja de entremareas (MacGinitie, 1930), donde ocupa madrigueras permanentes en forma de "Y" o "U" (Stevens, 1928).

Ambos géneros utilizan las setas de los maxilípedos para obtener el alimento, *Callianassa* a través del tamizado del material que excava (MacGinitie, 1934) y *Upogebia* de igual forma y también filtrando el material que se encuentra en suspensión en la corriente que recorre su madriguera (MacGinitie, 1930).

Según Stevens (1928), las tres especies se reproducen a lo largo de todo el año con un máximo en la primavera tardía y el inicio del verano.

La depredación y las perturbaciones físicas parecen no tener ningún efecto sobre los organismos, ya que rara vez o nunca abandonan sus madrigueras (MacGinitie, 1934; Stevens, 1928), y considerando que en la infauna no existen depredadores que sean capaces de consumir organismos adultos o casi adultos, se pueden atribuir solo pérdidas por depredación en los estadios más pequeños.

Los sedimentos generalmente no están sujetos a perturbaciones mayores (Kukal, 1971) y las condiciones físicas en los sedimentos no tienen fluctuaciones ni rápidas ni extremas (Sanders, 1960).

Las diferentes combinaciones como se presentan los sedimentos constituyen los diferentes habitats para los organismos en la infauna, los cuales pueden ser identificados en forma relativa por el tamaño medio de grano y la dispersión de la distribución del sedimento (- Brower y Zar, 1977).

El grado de superposición en la utilización del recurso espacio puede ser una indicación del grado de interacción entre las especies y de la posición de una respecto de la otra (Colwell y Futuyama, 1971; Heyer, 1974; Mangum, 1964).

El estudio comprende tres especies fuertemente relacionadas filogenéticamente que hipotéticamente pueden estar compitiendo por dos recursos potencialmente limitantes, a saber: alimento y espacio además las poblaciones se encuentran aparentemente libres de depredación y perturbaciones físicas. Los habitats ocupados son regiones o estratos identificables, y en ellos los organismos parecen estar distribuidos en forma contagiosa.

3. OBJETIVO

Determinar el grado de superposición de tres poblaciones de *Callianasidos* en el uso del recurso espacio, así como el espectro de alimentación através del tamaño de grano consumido.

4. LOCALIZACION DEL AREA DE ESTUDIO

El Estero de Punta Banda se encuentra localizado en el SE de la Bahía de Todos Santos entre los $31^{\circ} 40' N$ y $31^{\circ} 47' N$ de latitud y los $116^{\circ} 36' W$ y $116^{\circ} 40' W$ de longitud (Secretaría de Marina 1974) (Fig. 1), tiene fácil acceso y presenta diferentes unidades paisajísticas (Informe Bionómico preliminar sobre el Estero de Punta Banda, 1978); en este estero se encuentran poblaciones de Callia nasa californiensis (MacGinitie, 1934), Callianasa gigas y Upogebia pugettensis (Stevens, 1928).

El area particular de estudio se encuentra localizada en el NE del Estero de Punta Banda frente a la boca en la parte interna (Fig. 1 zona A).

Las unidades biocenológicas aparecen fácilmente identificables como son: la marisma baja, los canales secundarios y las planicies arenosas; la zona ofrece largos períodos de desecación en la marea baja, ya que por su localización en la parte más alta inundable es rápidamente drenada.

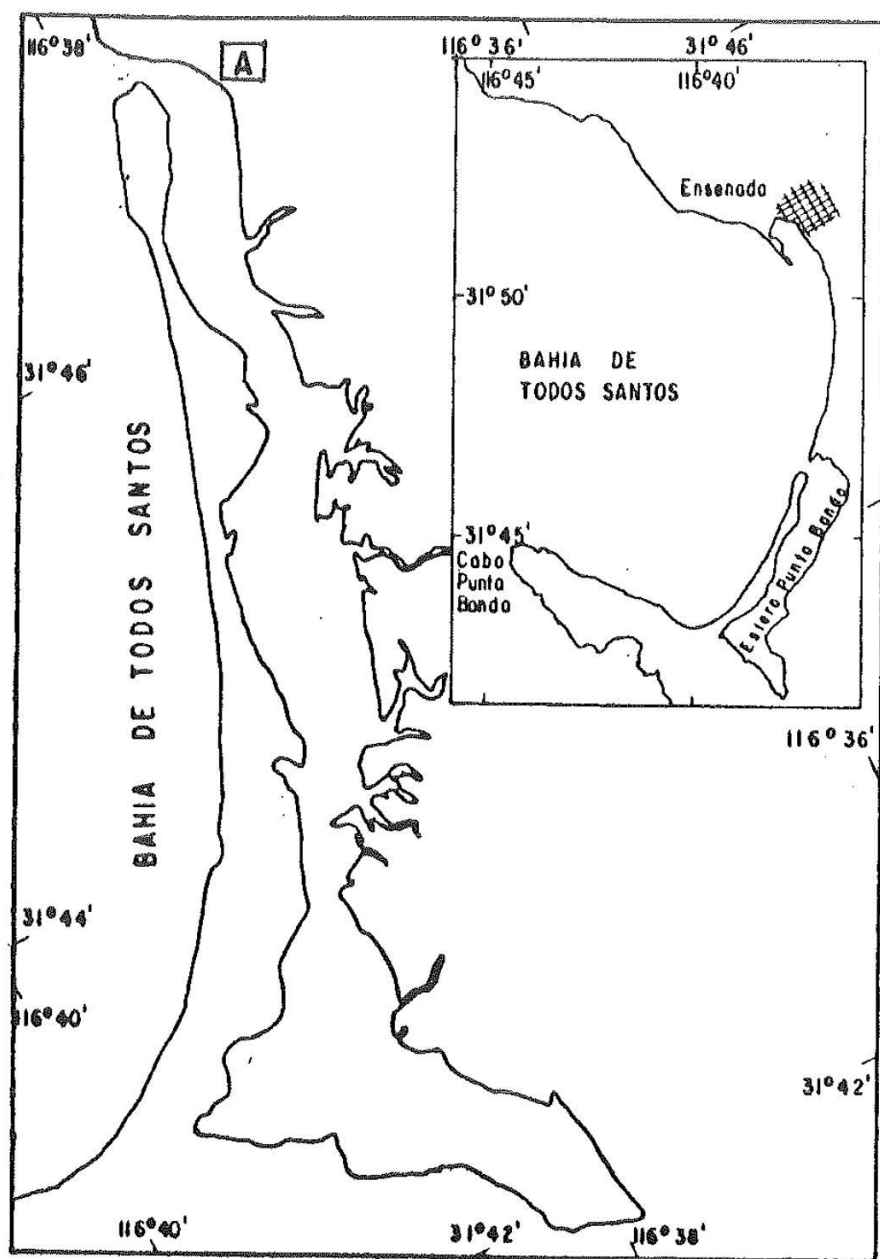


Figura 1. Localización del área de estudio
y la zona de muestreo **A**.

5. MATERIALES Y METODOS

5.1. Campo

En el area de trabajo, se utilizó el método de Intercepción de Línea descrito por Cox (1967); escogiendose dos puntos al azar como base para el trazo de dos transectos, suficientes estos para representar la zona, partiendo ambos de la marisma baja y cruzando un canal secundario hasta llegar a las planicies arenosas. Los transectos fueron trazados con ayuda de una brújula Brunton y una cuerda marcada cada metro. Los transectos tenían una longitud de 30m. Cada uno de ellos fué dividido a intervalos de 3m, tomándose 6 muestras en cada estación a la manera de un muestreo estratificado al azar (Poole, 1974) y de acuerdo a las recomendaciones de Elliot (-1971) para el muestreo de organismos bentónicos.

En cada punto de muestreo se obtuvo un núcleo de sedimento de 40 cm de altura, 13.5 cm de diámetro y 5725 cm^3 de volumen por medio de un nucleador del tipo conocido como Van Straaten modificado, el cual es comúnmente utilizado para la obtención de muestras de sedimento (Van Straaten, 1961) y de infauna marina (Phillips, 1971).

De las 6 muestras tomadas por estación, 5 fueron tamizadas a través de una malla de 1 mm de luz para retener los organismos, los cuales eran preservados de inmediato en formaldehído al 10% en agua de mar en bolsas de plástico, mismas que fueron debidamente etiquetadas de acuerdo a la estación y número de muestra, después de lo que eran cerradas con ligas.

El núcleo restante que se utilizó para el análisis de sedimento era colocado en una caja de madera de 45 cm de largo y marcada cada cm, para tomar muestras de 1 cm de espesor con una espátula en la superficie, a los 20 cm y a los 40 cm de profundidad (Bouma, -1969). Dichas muestras fueron colocadas en bolsas de plástico, efeg

tuandose el etiquetado correspondiente a la estación y profundidad, después de lo que eran cerradas con ligas.

Las muestras de sedimento fueron secadas en horno a una temperatura de 105°C durante 24 horas en las siguientes 6 horas a su recolección (Barnes et. al., 1976) para su análisis posterior.

Durante el muestreo se efectuaron lecturas de paisaje para caracterizar las unidades biocenológicas, dichas lecturas serían reforzadas con el análisis de sedimento para deducir los diferentes habitats en que se encontraban los organismos.

Todo el muestreo fue efectuado durante las mareas bajas en el mes de Noviembre de 1981 de acuerdo al calendario de mareas del U. S. Department of Commerce National Oceanic and Atmospheric Administration.

5.2. Laboratorio

5.2.1. Análisis de Sedimento

Este fué realizado de acuerdo a la técnica estandar descrita por la American Society for Testing and Materials (1966, en Brower y Zar, 1977), En la cual se hace uso de un hidrómetro para sedimento modelo 152H y que consiste en lo siguiente:

Una muestra seca y pretratada con H_2O_2 para oxidar la materia orgánica es desagregada con un rodillo de madera; luego es pasada através de un tamiz Tyler (No. 10) de 2 mm de luz de malla y el material retenido es pesado para calcular posteriormente el porcentaje que corresponde a ésta fracción. Del material que pasa através del tamiz se toma una fracción y se obtiene el peso seco procurando que este sea de entre 50 y 100 gr. Se coloca el material en un vaso de precipitado de 600 ml y se agregan 100 ml de hexametáfosfato de sodio ajustado a un pH de entre 8 y 9 con carbonato de sodio, agregandose también 400 ml de agua destilada. Se mezcla la suspensión por 15 minutos con una batidora eléctrica.

Se transfiere la suspensión a una probeta de 1000 ml, y se agregan los enjuagues del vaso de precipitado; se lleva el volumen hasta 1 lt agregando agua destilada. Se mezcla el contenido de la probeta tapándola e invirtiéndola unas 60 veces, evitando la formación de burbujas.

Inmediatamente después de la homogenización se toman las lecturas del hidrómetro y del termómetro que son introducidos en la solución lentamente y con cuidado, controlando los intervalos de tiempo de 0.5, 1, 2, 5, 15, 30 y 60 minutos, y 4, 8 y 24 horas; leyendo en la parte superior del menisco en el hidrómetro los granos de sedimento por litro de suspensión.

El cálculo del diámetro (d) de la partícula en suspensión de mayor tamaño al tiempo (t), de cada lectura del hidrómetro se obtiene mediante la fórmula:

$$d = c / \sqrt{t}$$

donde c es un valor leído en la tabla 2D.1 de Brower y Zar (1977). La corrección del diámetro por temperatura se efectúa multiplicando d por un factor que aparece en la tabla 2D.2 de Brower y Zar (1977).

El cálculo del porcentaje de cada fracción se efectúa leyendo un blanco (Rb), preparado colocando 100 ml de hexametáfosfato de sodio en un cilindro y llevando el volumen hasta 1 lt con agua destilada; esto para cada una de las temperaturas que se hayan presentado. Entonces el peso de la muestra (Wt) que quedaba al tiempo (t) es:

$$Wt = R - Rb$$

Por lo tanto $p = Wt - Wd$

es el peso o proporción del peso seco (wd) originalmente colocado en el cilindro que aun se encontraba en suspensión.

La clasificación del tamaño de grano es por categorías de phi (Krumbein, 1938), donde phi se obtiene al substituir:

$$\phi = -\log_2 \xi$$

donde ξ es el diámetro de la partícula en mm.

Se calcularon los valores numéricos del tamaño de grano medio ($\bar{\phi}$) y el grado de sorteo (σ_{ϕ}) aplicando las definiciones siguientes:

tes:

$$\bar{X}\phi = \frac{\sum fm}{100}$$

$$\sigma \phi = \frac{1}{100} \sum fm^2 - \bar{X}\phi^2$$

donde f= porcentaje del peso de cada tamaño de grano presente y m= punto medio de cada grado de tamaño de grano en valores de phi (McBride, 1971).

Las distribuciones de tamaño de grano se presentan como valores porcentuales de grava, arena, arcilla-limo y limo. Se elaboraron gráficas de probabilidad para cada estación, según las normas de Inman (1952), estas se encuentran en el APENDICE.

5.2.2. Análisis biológico

Los organismos fueron identificados usando los diagnósticos de Stevens (1928), y MacGinitie (1934).

Se contaron los organismos al mismo tiempo que se iba midiendo la longitud del cefalotorax por medio de un vernier.

Los estómagos fueron removidos bajo el microscopio de disección (10X) por la parte ventral del animal, se clasificaron considerando la especie y longitud del cefalotorax para su posterior análisis. Los organismos se agruparon entonces por especie y estación y se obtuvo el peso seco sometiendo a una temperatura de 105°C durante 24 horas en un horno (Mc Nulty et.al., 1962).

De 1 a 9 estómagos de cada longitud de cefalotorax fueron seleccionados para el análisis del tamaño de grano ingerido (Meyer, - 1974; Mangum, 1964). Los estómagos se hirvieron en H_2O_2 por 4 horas para disolver las membranas y la materia orgánica y se permitió que el residuo sedimentario se asentara. Las partículas asentadas se removieron con una micropipeta, y fueron colocadas en una celda Sedgewick-Rafter para ser medidas al microscopio con regleta de 10 μm .

Usando el método de intercepción de línea (Vollenwelder, 1969) se midieron aproximadamente 300 granos por estómago. El cálculo para el número mínimo de granos a medir fue hecho mediante el método de conteo de puntos de Galehouse (1971). De estos datos se calculó el tamaño medio de diámetro (mm) y la desviación estandar.

La distribución de los granos ingeridos fue sometida a una prueba de bondad de ajuste a una distribución normal por el método de χ^2 .

5.2.3. Análisis Estadístico

El grado de interacción entre las especies fue evaluado mediante diferentes técnicas, representando cada una de estos aspectos diferentes de la relación.

Para determinar si la distribución de una especie era independiente de la otra en cada par dado, se utilizó una tabla de contingencia de 2 X 2 (Tabla 1), y la significancia de los resultados fue probada por medio de un análisis de χ^2 corregido para una tabla de 2 X 2 (Pielou, 1977).

Tabla 1. Tabla de Contingencia 2 X 2.

(+) presencia (-) ausencia.

		Especie B		
		+	-	
Especie A	+	a	b	m
	-	c	d	n
		r	s	N

El análisis de χ^2 prueba la independencia en la distribución de dos especies sin indicar la magnitud del posible efecto de asociación en la distribución observada.

Para evaluar la intensidad de asociación entre los pares de especies, se calculó un coeficiente de asociación (V) através de la información presente en la tabla de contingencia (Pielou, 1977).

$$V = \frac{ad-bc}{\sqrt{mnrs}} \quad \text{donde } -1 \leq V \leq 1$$

La relación en cuanto a ocupación de nicho fué determinada a través del grado de superposición en la ocupación de habitats particulares (Horn, 1966; Heyer, 1974). Para tal efecto se utilizaron dos métodos, siendo el primero el sugerido por Colwell y Futuyma (1971), el cual se basa en la construcción de una matriz de recursos (Tabla 2.) a partir de la cual se calculan los valores de la superposición en la distribución.

Tabla 2. Matriz de Recursos

	Recursos (ej. Habitats)			
Especies	N_{i1}	N_{ij}	N_{ir}	Y_i
	N_{i1}	N_{ij}	N_{ir}	Y_i
	N_{si}	N_{sj}	N_{sr}	Y_s
	X_1	X_j	X_r	Z

N_{ij} es el número de individuos de la especie i que se encontraron en el habitat j .

Y_i es el total de individuos de la especie i .

X_j es el total de individuos de todas las especies encontrados en el habitat j .

Z es el número total de individuos en la matriz.

S es el número de especies (filas).

r es el número de habitats (columnas).

La amplitud de nicho para la especie i se calcula de:

$$B'_i = - \sum_j P_{ij} \log P_{ij}$$

donde $P_{ij} = N_{ij}/Y_i$ que es la proporción de individuos de la especie i encontrada en el recurso j .

Y la superposición de nicho de las especies i e h se calcula de:

$$C_{ih} = 1 - 1/2 \sum_j |P_{ij} - P_{hj}|$$

donde $P_{ij} = N_{ij}/Y_i$ y $P_{hj} = N_{hj}/Y_h$

Los índices sugeridos por Hulbert (1978) se basan en la misma matriz de recursos pero agregando una medida de la abundancia de cada parte del recurso considerado, que en el presente caso será la longitud de cada habitat.

La superposición de nicho en este método se calcula de:

$$L = E/E_{\text{uniforme}}$$

$$\text{siendo } E = \sum_j (N_{ij} N_{sj}/a_j)$$

a_j es la longitud del habitat considerado.

$$Y_{\text{Euniforme}} = Y_i Y_s/A$$

A es la longitud total.

La amplitud de nicho se obtiene aplicando la fórmula:

$$B' = Y_i^2/A \sum_j (N_{ij}^2/a_j)$$

los valores que se obtienen se escalan para obtener otros que estén en el rango de 0 a 1 aplicando:

$$B_a' = (AB' - a_{\text{mínimo}})/(A - a_{\text{mínimo}})$$

La relación existente entre el tamaño de grano consumido por cada especie y la longitud de cefalotorax, se evaluó mediante un análisis de regresión. Así mismo se obtuvieron los coeficientes de correlación (r) de las rectas probandose su significancia al 99% (Siegel, 1979). Las pendientes e intersecciones fueron comparadas por análisis de varianza tipo 1 para probar si eran significativamente diferentes a un nivel de confianza del 95% (Sokal y Rohlf, - 1969).

Las rectas de regresión fueron graficadas, así como el area de mayor probabilidad de consumo para cada especie con el fin de determinar el posible traslape en el uso del recurso alimento.

Se calcularon también los coeficientes de correlación de rangos de Spearman (r_s) en un intento de relacionar la biomasa con el tamaño medio de grano ($\bar{\phi}$) encontrado en el sedimento a las diferentes profundidades.

6. RESULTADOS

6.1. Lectura de Paisaje

Considerando las características propias de cada una de las partes que conforman una laguna costera o estero, y de acuerdo a los rasgos más claros e importantes en la diferenciación de habitats en el presente trabajo como son apariencia del sedimento, textura del mismo y características de drenaje, se obtuvieron los siguientes resultados:

Transecto 1

El transecto presenta en las primeras cuatro estaciones de Este a Oeste (Fig.1) una configuración típica correspondiente a una marisma baja, presentando limos y arcillas en cantidades considerables con bajas cantidades de arena fina, durante la marea baja guardan gran cantidad de agua; presentan gran cantidad de materia orgánica, estructura fangosa y los últimos rasgos de vegetación; las estaciones 5 y 6 se encuentran ubicadas en un canal de drenado secundario, presentando gran variedad en el sedimento como son arena en la superficie, y cantidades medias de arcilla. La estación 7 presentaba en la superficie una capa lodosa, a diferencia de 5 y 6 que presentaban una superficie libre de lodo, además se encuentran mezclados los sedimentos que son en general arena media y arcilla.

Las estaciones 8 a 10 corresponden a una planicie arenosa claramente identificable, en la cual abundan las arenas.

Transecto 2

Este transecto presenta en las estaciones 1 y 2 las características propias de una marisma baja; las estaciones 3 y 4 se localizaron en el canal secundario de drenado, siendo la superficie de las mismas libre de fango y lodo, a diferencia de las estaciones 5 y 6 que si poseían esta capa.

Las estaciones 7 a 10 forman parte de una planicie arenosa claramente diferenciada con buen drenaje.

6.2. Sedimento

Los contenidos de grava, arena, limo-arcilla, y arcilla, así como el tamaño medio de grano y el grado de sorteo se presentan en las Tablas 3A, 3B y 3C y las gráficas correspondientes en las figuras 1 a 20 del Apéndice.

Los análisis fueron realizados para cada transecto, y se presentan por separado:

Transecto 1

La estación 1 presenta un cambio moderado en el tamaño medio de grano con la profundidad, con una alta proporción de arenas finas y partículas de diámetro pequeño como arcillas y limos, situación que se repite en las estaciones 2, 3 y 4, aunque en esta última aparece una considerable cantidad de arena, y en general el grado de sorteo es alto con cambios moderados respecto de la profundidad.

Las estaciones 5 y 6 presentan un alto contenido de grava con gran variabilidad respecto a la profundidad, el contenido en arena es mayor que en las estaciones anteriores y de nuevo presenta cambios fuertes con la profundidad, el contenido en arcilla y arcilla-limo es muy variable, tanto horizontalmente como verticalmente, el tamaño medio de grano es bajo en la superficie y alto en la parte más profunda, lo que refleja en el grado de sorteo que es alto.

La estación 7 presenta un aumento brusco de diámetro medio y un grado de sorteo bajo con un bajo contenido de grava, arcilla-limo y arcilla, y un contenido de arena mayor que el resto de las estaciones.

Las estaciones 8, 9 y 10 aparecen como un medio homogéneo de arenas finas predominantemente, con bajo contenido de grava y un con

tenido más alto de arcilla-limo y limo que la estación anterior, presentando un tamaño medio de grano y un grado de sorteo bajos tanto entre estaciones como verticalmente.

Transecto 2

Las estaciones 1 y 2 presentan un tamaño medio de grano alto con un grado de sorteo alto en la superficie; también hay una cantidad alta de arcilla-limo y arcilla con un contenido bajo de arena.

Las estaciones 3 y 4 presentan un tamaño medio de grano menor que las dos estaciones anteriores con una variación moderada respecto de la profundidad, el contenido de grava es alto aumentando de la superficie hacia el fondo, situación que se invierte respecto al contenido de arena, mismo que también es alto, los contenidos de arcilla y arcilla-limo resultan bajos.

Las estaciones 5 y 6 presentan un contenido de arcilla-limo y arcilla mayor que las estaciones 3 y 4, mientras que el contenido de grava es menor y el de arena mayor. El tamaño medio de grano resulta así ser mayor y el grado de sorteo también.

Las estaciones 7, 8, 9 y 10 presentan características similares a las estaciones 8, 9 y 10 del primer transecto, con un alto contenido de arena y bajo en grava, pero medio de arcilla y arcilla-limo, siendo la variación horizontal y vertical muy moderada; el tamaño medio de grano es bajo encontrándose dentro de las arenas finas y con un grado de sorteo medio.

Tabla 3A. Contenido de grava y arena.

Donde: EST= Estación

Transecto 1					Transecto 2				
% Grava ($X \leq 0$ phi)					% Grava ($X \leq 0$ phi)				
EST	Profundidad (cm)				EST	Profundidad (cm)			
	<u>0</u>	<u>20</u>	<u>40</u>	<u>S²</u>		<u>0</u>	<u>20</u>	<u>40</u>	<u>S²</u>
1	0.3	0.8	2.6	1.20	1	0.0	0.86	1.01	0.54
2	1.9	1.3	4.6	1.75	2	0.36	0.64	1.79	0.75
3	0.0	0.0	0.4	0.23	3	3.77	8.08	32.18	15.31
4	0.6	2.0	5.4	2.47	4	6.94	7.86	34.23	17.77
5	4.6	33.0	0.7	17.63	5	3.95	6.56	34.68	17.03
6	0.5	26.9	2.8	14.62	6	0.45	1.04	5.33	2.66
7	0.4	0.1	1.1	0.51	7	0.18	0.44	1.26	0.56
8	0.1	0.8	0.2	0.38	8	0.23	0.36	1.85	0.90
9	0.2	0.3	0.7	0.26	9	0.40	0.55	2.25	1.03
10	0.4	0.7	2.1	0.91	10	0.27	0.78	3.77	1.89

Transecto 1					Transecto 2				
% Arena ($0 < X < 4$ phi)					% Arena ($0 < X < 4$ phi)				
EST	Profundidad (cm)				EST	Profundidad (cm)			
	<u>0</u>	<u>20</u>	<u>40</u>	<u>S²</u>		<u>0</u>	<u>20</u>	<u>40</u>	<u>S²</u>
1	77.13	69.23	82.1	6.56	1	61.19	85.90	96.10	17.95
2	47.7	90.1	82.9	22.68	2	84.92	87.12	84.00	1.60
3	61.0	67.3	39.0	14.86	3	95.71	90.78	67.21	1.73
4	90.2	69.9	85.9	10.70	4	92.63	91.13	65.18	15.43
5	91.3	62.1	44.1	23.82	5	95.34	92.13	63.86	17.32
6	87.3	64.5	34.7	26.38	6	79.87	82.97	78.53	2.28
7	99.3	97.9	98.1	0.76	7	91.10	85.98	84.20	3.86
8	99.0	98.2	98.8	0.42	8	82.42	85.49	79.95	2.78
9	98.4	96.5	97.3	0.95	9	81.81	82.05	85.29	1.94
10	95.6	96.8	95.5	0.72	10	86.80	90.51	90.67	2.19

Tabla 3B. Contenido de arcilla-limo y arcilla.

Donde: EST= Estación

Transecto 1					Transecto 2				
% Arcilla-limo ($4 \leq X \leq 8$ phi)					% Arcilla-limo ($4 \leq X \leq 8$ phi)				
EST	Profundidad (cm)				EST	Profundidad (cm)			
	<u>0</u>	<u>20</u>	<u>40</u>	<u>s²</u>		<u>0</u>	<u>20</u>	<u>40</u>	<u>s²</u>
1	21.84	29.25	14.44	7.41	1	38.83	13.24	2.88	18.50
2	50.36	8.62	12.47	23.06	2	14.72	12.24	14.21	1.30
3	32.97	52.70	42.39	9.87	3	0.53	1.14	0.61	0.33
4	8.85	28.08	8.66	11.16	4	0.42	1.01	0.59	0.30
5	3.61	4.89	55.17	29.40	5	0.71	1.31	1.46	0.39
6	12.20	8.61	62.56	30.17	6	19.68	15.99	16.14	2.09
7	0.22	1.99	0.79	0.90	7	8.23	13.57	14.54	3.40
8	0.83	1.02	0.98	0.10	8	17.35	14.15	18.20	2.14
9	1.45	3.21	1.98	0.90	9	17.79	14.40	12.46	2.69
10	4.00	2.52	2.36	0.90	10	12.93	8.71	5.56	3.70

Transecto 1					Transecto 2				
% Arcilla ($X \geq 8$ phi)					% Arcilla ($X \geq 8$ phi)				
EST	Profundidad (cm)				EST	Profundidad (cm)			
	<u>0</u>	<u>20</u>	<u>40</u>	<u>s²</u>		<u>0</u>	<u>20</u>	<u>40</u>	<u>s²</u>
1	0.73	0.72	0.86	0.08	1	2.65	0.85	0.27	1.24
2	5.95	0.32	0.28	3.26	2	0.39	0.45	0.50	0.05
3	6.77	4.73	3.35	1.72	3	0.09	0.19	0.10	0.06
4	0.48	1.86	0.52	0.78	4	0.07	0.17	0.10	0.05
5	0.22	0.47	9.35	5.20	5	0.12	0.22	0.24	0.06
6	0.48	0.90	10.25	5.52	6	1.22	0.50	0.44	0.43
7	0.04	0.33	0.13	0.15	7	0.20	0.32	0.49	0.14
8	0.14	0.17	0.16	0.02	8	0.43	0.32	0.47	0.08
9	0.24	0.54	0.33	0.15	9	0.37	0.46	0.24	0.11
10	0.67	0.42	0.39	0.15	10	0.31	0.23	0.11	0.10

Tabla 30. Tamaño medio de grano y grado de sorteo.

Donde: EST= Estación

Transecto 1					Transecto 2				
Tamaño medio de grano ($\bar{X}_p$)					Tamaño medio de grano ($\bar{X}_p$)				
EST	Profundidad (cm)				EST	Profundidad (cm)			
	<u>0</u>	<u>20</u>	<u>40</u>	<u>s²</u>		<u>0</u>	<u>20</u>	<u>40</u>	<u>s²</u>
1	2.93	3.20	2.58	0.69	1	3.80	2.58	2.11	0.87
2	4.50	2.33	2.78	1.14	2	2.14	2.51	2.56	0.22
3	3.77	4.91	3.60	0.71	3	1.91	1.80	0.99	0.50
4	2.37	3.22	2.21	0.54	4	1.80	1.80	0.92	0.51
5	2.00	1.16	4.98	2.00	5	1.91	1.86	0.95	0.54
6	2.51	1.55	5.28	1.94	6	2.88	2.65	2.51	0.19
7	2.00	2.10	2.01	0.06	7	2.34	2.56	2.58	0.13
8	2.04	2.03	2.04	0.01	8	2.72	2.58	2.71	0.08
9	2.07	2.16	2.03	0.05	9	2.73	2.54	2.44	0.15
10	2.20	2.11	2.06	0.07	10	2.53	2.34	2.11	0.21

Transecto 1					Transecto 2				
Grado de sorteo (G_p)					Grado de sorteo (G_p)				
EST	Profundidad (cm)				EST	Profundidad (cm)			
	<u>0</u>	<u>20</u>	<u>40</u>	<u>s²</u>		<u>0</u>	<u>20</u>	<u>40</u>	<u>s²</u>
1	2.92	3.62	2.67	0.49	1	4.25	2.29	0.68	1.78
2	2.91	1.57	2.82	0.74	2	3.51	1.99	2.38	0.78
3	4.99	0.97	6.29	2.77	3	0.49	1.06	2.50	1.04
4	1.53	3.91	2.13	1.24	4	0.78	1.01	2.58	0.98
5	1.18	3.76	3.59	1.44	5	0.58	0.99	2.92	1.24
6	1.94	4.35	3.48	1.72	6	2.88	2.43	3.05	0.32
7	0.09	0.48	0.28	0.18	7	1.29	2.00	2.32	0.53
8	0.20	0.31	0.26	0.06	8	2.46	2.09	2.82	0.36
9	0.35	0.75	0.52	0.20	9	2.50	2.36	2.15	0.18
10	0.91	0.64	0.70	0.14	10	1.95	1.46	1.32	0.33

6.3. Habitat

De acuerdo a los análisis de sedimento y tomando estos como apoyo a la lectura de paisaje, se considera la presencia de 4 habitats para el presente trabajo, los cuales son: Bancos arcillosos, canal, zonas de transición y planicies arenosas.

La caracterización sedimentológica se efectuó en forma cualitativa partiendo de las Tablas 3A, 3B y 3C. Asignando los términos de Alto y Bajo a cierta característica si dentro del conglomerado de valores para dicha característica y transecto en particular, los valores en general seguían una cierta tendencia.

Por ejemplo: En el transecto 1 los bancos de arcilla que abarcan de la estación 1 a la 4 presentan en general los valores más altos de tamaño medio de grano (Tabla 3C), encontrándose la mayoría de los valores entre 2.78 y 4.91. Las planicies arenosas que abarcan de la estación 8 a la 10 presentan en general valores de tamaño medio de grano de entre 2.03 a 2.16 y varianzas respecto de la profundidad de 0.01 a 0.07, así pues se les atribuye el término Bajo a ambas características. Las estaciones localizadas en el canal (Estaciones 5 y 6), presentan en general de los 6 valores, 3 de los más bajos de toda la tabla en tamaño medio de grano (1.16, 1.55 y 2.00) pero con varianzas respecto de la profundidad de 2.00 y 1.94, así pues se atribuye un valor de bajo al tamaño medio de grano y un valor de alto a la varianza. El mismo tipo de análisis se efectuó para cada uno de los valores sedimentológicos calculados; donde no existe una tendencia general, se opta por no asignar un valor de Alto ni de Bajo.

El resultado de el análisis de las características sedimentológicas se presenta en la Tabla 4.

La relación de los diferentes habitats con los transectos se presenta en la Fig. 2.

Tabla 4. Caracterización sedimentológica de los habitats.
A= Alto; B= Bajo.

	Tamaño medio de grano	Varianza c/profundidad	% Arena	Varianza c/profundidad	% Grava	Varianza c/profundidad	% Arcilla	Varianza c/profundidad	% Arcilla-limo	Varianza c/profundidad	Sorteo	Varianza c/profundidad
Bancos de arcilla	A		B	A	B	B	A		A	A		
Planicie de arena	B		A	B	B	B	B	B	B	B		
Canal	B	A			A	A					A	A
Zona de Transición	Combina características de Zonas adyacentes.											

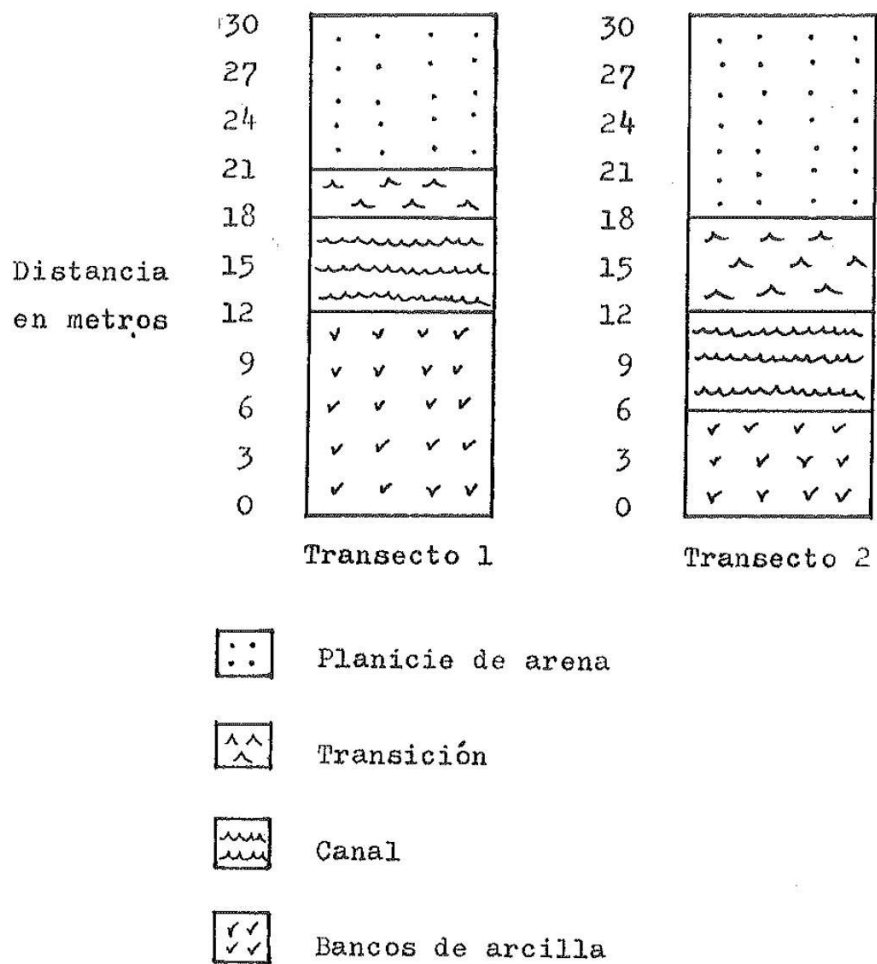


Figura 2. Distribución de habitats. Transecto 1 y 2.
Partiendo del Esta hacia el Oeste.

6.4. Biomasa

La biomasa expresada en gramos de peso seco de cada especie por estación y transecto se presentan en la Tabla 5, y la biomasa total y porcentual de cada especie por transecto se presenta en la Tabla 6.

La especie dominante en lo que a biomasa se refiere es C. californiensis, representando el 50.25% con 37.89 gr. para los transectos combinados. C. gigas y U. pugettensis representan aproximadamente el mismo porcentaje en biomasa, siendo ligeramente mayor el de U. pugettensis que es de 26.34% (19.86 gr), mientras que el de C. gigas es de 23.41% (17.65 gr).

U. pugettensis es la especie que parece estar más restringida en cuanto a habitats ocupados, ya que ocurre solo en el 40% de las estaciones, mientras que C. californiensis aparece en el 50% y C. gigas en el 55% de las estaciones.

Tabla 5. Biomasa (gramos peso seco) por especie.

Donde: EST= Estación.

Transecto 1

EST	<u>C. californiensis</u>	<u>C. gigas</u>	<u>U. pugettensis</u>
1	0.00	0.00	1.94
2	0.00	0.00	2.81
3	0.00	0.00	0.36
4	0.00	0.00	5.07
5	0.00	1.65	0.58
6	3.22	1.08	0.00
7	2.64	1.22	0.00
8	2.81	0.00	0.00
9	3.21	2.15	0.00
10	5.77	1.67	0.00

Transecto 2

EST	<u>C. californiensis</u>	<u>C. gigas</u>	<u>U. pugettensis</u>
1	0.00	0.00	2.52
2	0.00	0.00	5.64
3	0.00	1.28	0.94
4	0.00	0.63	0.00
5	0.00	1.81	0.00
6	2.86	3.65	0.00
7	4.79	1.62	0.00
8	2.90	0.89	0.00
9	4.67	0.00	0.00
10	5.02	0.00	0.00

Tabla 6. Biomasa total por especie (gramos peso seco) y porcentaje del total por transecto y para los transectos combinados.

	Biomasa (Porcentaje del total)			
	<u>C. californiensis</u>	<u>C. gigas</u>	<u>U. pugettensis</u>	TOTAL
Transecto 1	17.65(48.78)	7.77(21.48)	10.76(29.74)	36.18
Transecto 2	20.24(51.61)	9.88(25.19)	9.1 (23.20)	39.22
Total	37.89(50.25)	17.65(23.41)	19.86(26.34)	75.40

6.5. Análisis de Distribución

Se efectuó un análisis de correlación entre la biomasa y el tamaño medio de grano del sustrato calculando el coeficiente de correlación de Spearman (r_s) considerando los transectos combinados. No se obtuvo una correlación significativa al nivel .05 para estos parámetros en ninguno de los 3 casos (Tabla 7), lo que se puede deber a variaciones aleatorias en el tamaño medio de grano tanto dentro de las estaciones como entre estaciones.

Tabla 7. Correlación de rangos de Spearman (r_s) entre la biomasa y el $\bar{X}_\phi$ del sedimento para cada especie y profundidad.

Especie	0cm	20cm	40cm
<u>C. californiensis</u>	0.094	-0.109	-0.084
<u>C. gigas</u>	0.000	-0.383	-0.601*
<u>U. pugettensis</u>	0.595	0.524	0.048

* única dato significativo al 95%.

Se graficaron los datos de biomasa y el total de biomasa para cada habitat (Figs. 3 abc a 4 abc) para analizar su distribución. Los datos numéricos se presentan en la Tabla 8.

Tabla 8. Distribución de la biomasa (granos peso seco) y porcentaje de la biomasa total entre los diferentes habitats

	Bancos de arcilla		Planicie arenosa		Canal		Transición		Total
	Biomasa(% Total)		Biomasa(% Total)		Biomasa(% Total)		Biomasa(% Total)		Biomasa
<u>Transectos combinados</u>									
<i>C. californiensis</i>	0.00	(0.00)	29.17	(76.99)	3.22	(8.50)	5.50	(14.51)	37.89
<i>C. gigas</i>	0.00	(0.00)	6.33	(35.86)	4.64	(26.29)	6.68	(37.85)	17.65
<i>U. pugettensis</i>	18.34	(92.35)	0.00	(0.00)	1.52	(7.65)	0.00	(0.00)	19.86
<u>Transecto 1</u>									
<i>C. californiensis</i>	0.00	(0.00)	11.79	(66.80)	3.22	(18.24)	2.64	(14.96)	17.65
<i>C. gigas</i>	0.00	(0.00)	3.82	(49.16)	2.73	(35.14)	1.22	(15.70)	7.77
<i>U. pugettensis</i>	10.12	(94.61)	0.00	(0.00)	0.58	(5.39)	0.00	(0.00)	10.76
<u>Transecto 2</u>									
<i>C. californiensis</i>	0.00	(0.00)	17.33	(85.87)	0.00	(0.00)	2.86	(14.13)	20.24
<i>C. gigas</i>	0.00	(0.00)	2.51	(25.40)	1.91	(19.33)	5.46	(55.27)	9.88
<i>U. pugettensis</i>	8.16	(89.67)	0.00	(0.00)	0.94	(10.33)	0.00	(0.00)	9.10

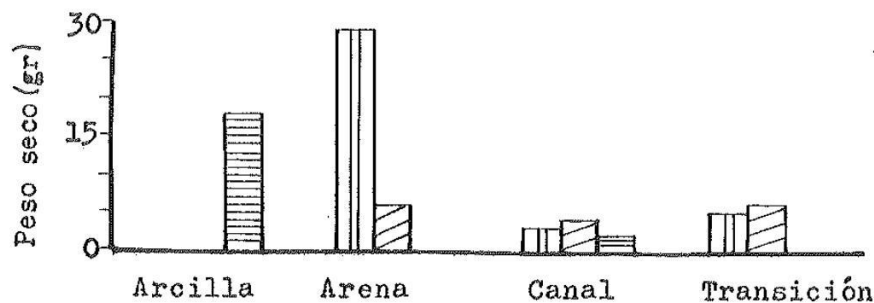


Fig. 3a Distribución de la biomasa por especie (gr peso seco) por habitat. Ambos transectos.

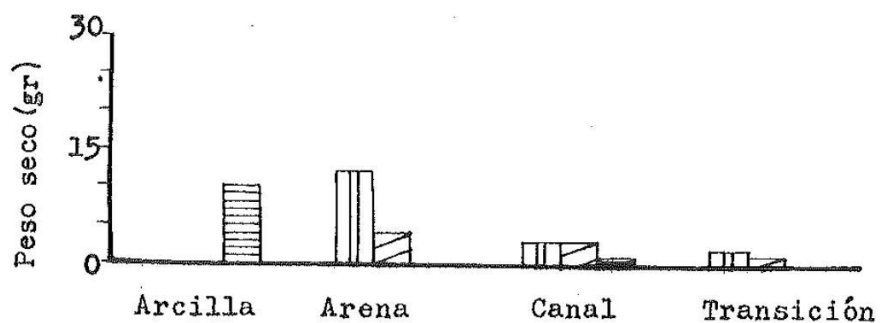


Fig. 3b Distribución de la biomasa por especie (gr peso seco) por habitat. Transecto 1.

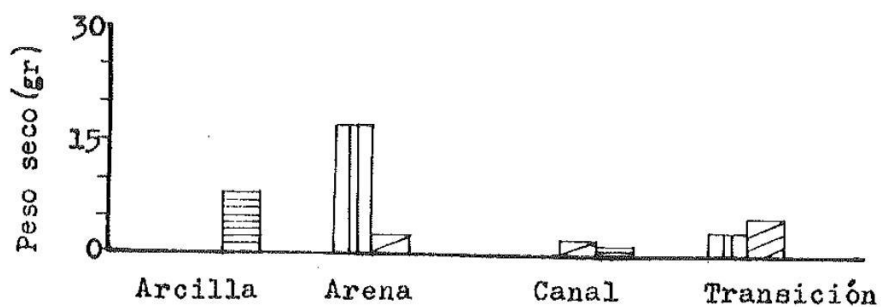


Fig. 3c Distribución de la biomasa por especie (gr peso seco) por habitat. Transecto 2.  *C. californiensis*,  *C. gigas*,  *U. pugettensis*.

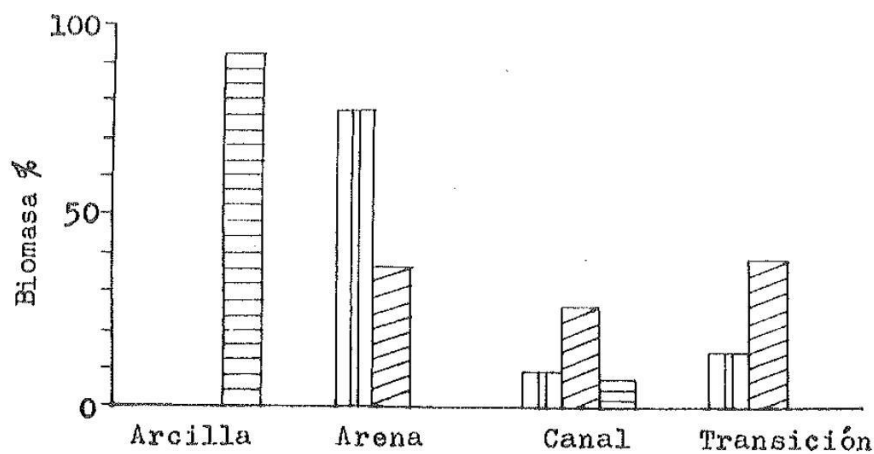


Fig. 4a Distribución de biomasa en por ciento del peso total por especie por habitat. Ambos transectos.

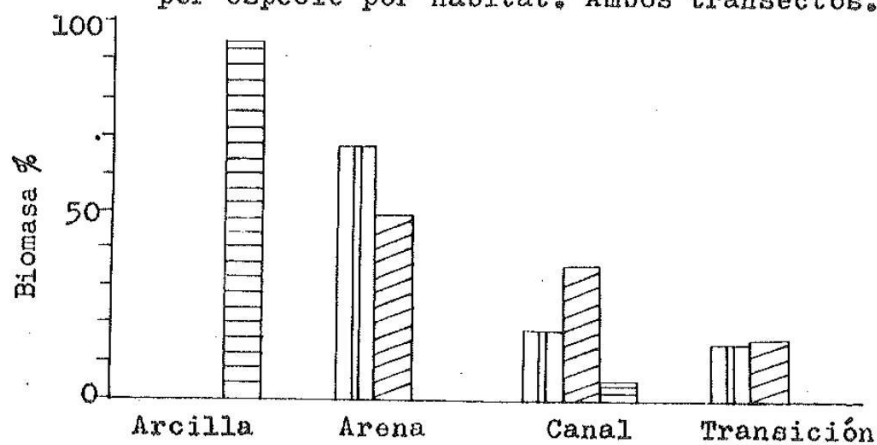


Fig. 4b Distribución de biomasa en por ciento del peso total por especie por habitat. Transecto 1.

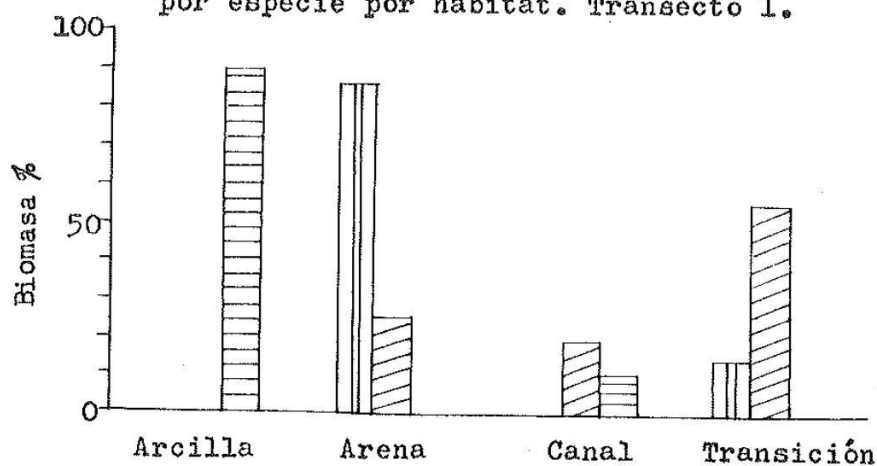


Fig. 4c Distribución de biomasa en por ciento del peso total por especie por habitat. Transecto 2.

 *C. californiensis*,
  *C. gigas*,
 *U. pugettensis*.

La distribución de las especies para cada transecto es muy similar a la de los transectos combinados, en la que se hace notorio que C. californiensis exhibe una gran preferencia por la planicie arenosa, mientras que C. gigas se presenta en la planicie arenosa, la zona de transición y el canal, mostrando una leve preferencia por los dos primeros habitats.

U. pugettensis muestra una indiscutible preferencia por los bancos de arcilla. C. gigas muestra en el transecto 1 preferencia por la planicie arenosa, mientras que en el transecto 2 prefiere la zona de transición. Es interesante hacer notar también que C. gigas se presenta en general en los mismos habitats que C. californiensis, pero posee porcentajes altos (26.29 y 37.85) donde C. californiensis presenta porcentajes bajos (8.50 y 14.51), que es el caso de los habitats denominados como canal y zona de transición.

6.6. Independencia de Distribución y Medidas de Nicho.

Los resultados de la prueba de independencia de distribución - así como el coeficiente de asociación (V) calculados para cada par de especies se dan en la Tabla 9.

Tabla 9. Independencia de distribución y Coeficientes de asociación por pares de especies.

	<u>C. californiensis-</u> <u>C. gigas</u>	<u>C. californiensis-</u> <u>U. pugettensis</u>	<u>C. gigas-</u> <u>U. pugettensis</u>
$\chi^2_{.05}$	1.716	12.803	3.038
Independientes	Si	No	Si
V	0.383	-0.903	-0.492

El par C. californiensis-C. gigas posee una distribución independiente y el grado de asociación es positivo y muy bajo, lo que quiere decir que un cambio en la abundancia o distribución de una de las dos especies tendrá un efecto muy pequeño en la distribución de la otra.

C. californiensis-U. pugettensis poseen una distribución que no es independiente, lo cual implica que una variación en la distribución de una especie tendrá efectos sobre la distribución de la otra, siendo el efecto fuertemente negativo de acuerdo al coeficiente V. Este efecto parece darse también en el par C. gigas-U. pugettensis aunque en escala menor y siendo negativa la asociación.

Los valores calculados para amplitud de nicho y superposición de nicho para cada especie y par de especies se presentan en la Tabla 10.

C. gigas es la especie que presenta la mayor anchura de nicho, lo que refleja el que se presente en un mayor número de habitats que el resto. Sigue en orden descendente C. californiensis y finalmente U. pugettensis que posee el valor más bajo de amplitud de nicho, lo que refleja su aislamiento parcial en relación a los habitats que ocupa.

El par que posee el mayor valor de superposición es C. californiensis-C. gigas, lo que se debe a la similitud presente en su distribución. Tanto C. californiensis-U. pugettensis como C. gigas-U. pugettensis presentan baja superposición, siendo de los dos más baja la primera, lo que está en concordancia con su dependencia en distribución y con el tipo de asociación que presentan, así como con la fuerza de esa asociación.

Tabla 10. Amplitud y Superposición de Nicho.

Amplitud

Colwell y Futuyma (1971) Hulbert (1978)

<u>C. californiensis</u>	0.319	0.445
<u>C. gigas</u>	0.474	0.572
<u>U. pugettensis</u>	0.138	0.203

Superposición

Colwell y Futuyma (1971) Hulbert (1978)

<u>C. californiensis-</u> <u>C. gigas</u>	0.605	28%
<u>C. californiensis-</u> <u>U. pugettensis</u>	0.095	5%
<u>C. gigas-</u> <u>U. pugettensis</u>	0.100	13%

6.7. Espectro del Tamaño de Grano Consumido

Los resultados de la medición del diámetro de los granos de arena ingeridos por los diferentes organismos para cada especie y de acuerdo a el largo del cefalotorax se presentan en las Tablas 11 a 13. Al pie de cada tabla se presentan los resultados de las regresiones lineales que relacionan el tamaño de grano ingerido y la longitud de cefalotorax, así como el coeficiente de correlación correspondiente a cada regresión.

En la Fig. 5 se presentan las rectas de regresión obtenidas para el tamaño de grano consumido por cada especie. C. californiensis consume las partículas de mayor diámetro para todos sus tamaños, el diámetro de la partícula ingerida aumenta rápidamente (pendiente = .16) en relación a la longitud. C. gigas consume partículas sustancialmente más pequeñas (Media = 1.95mm) que C. californiensis (Media = 2.54mm) en todos sus tamaños, divergiendo las líneas más conforme el largo es mayor, indicando esto una diferencia en la preferencia del tamaño de partícula que se incrementa cada vez más, siendo las pendientes significativamente diferentes ($F_{0.95} = 5.30$).

U. pugettensis ingiere las partículas de menor diámetro (Media = 1.70), siendo poca la diferencia en las longitudes menores con las partículas que ingiere C. gigas, pero divergiendo conforme aumentan en longitud las especies. La pendiente para la recta de U. pugettensis es muy baja (0.084), indicando esto que el tamaño del grano ingerido cambia lentamente con respecto a aumentos en la longitud del cefalotorax.

Tabla 11. Tamaño de Grano consumido por las diferentes longitudes de C. californiensis.

Longitud del Cefalotorax (mm)	Tamaño de Grano consumido ($\bar{X} \times 10^{-2}$ mm)	S
3.10	1.60	0.98
3.80	1.75	0.75
4.30	1.58	1.40
6.97	2.23	1.91
7.24	2.41	1.37
7.52	1.49	1.50
8.95	2.16	1.59
9.33	2.40	1.91
9.42	1.92	1.12
11.86	2.97	1.87
14.00	3.72	2.03
14.48	2.78	1.47
15.67	3.23	1.96
16.06	3.53	2.93
18.84	4.32	2.80

$$Y = 0.16X + 0.89$$

$$r(0.99) = 0.92$$

Tabla 12. Tamaño de Grano consumido por las diferentes longitudes de C. cigas.

Longitud del Cefalotorax (mm)	Tamaño de Grano consumido ($\bar{X} \times 10^{-2}$ mm)	S
4.23	0.98	0.85
6.28	1.19	1.33
7.12	1.55	0.79
8.94	1.25	1.18
9.55	2.07	1.56
10.73	1.87	1.74
12.11	2.36	2.17
12.62	2.14	2.14
13.47	2.71	1.52
13.59	2.09	1.75
14.89	2.43	1.93
15.85	2.39	2.19
16.34	2.28	2.83

$$Y = 0.12X + 0.53$$

$$r_{(0.99)} = 0.88$$

Tabla 13. Tamaño de Grano consumido por las diferentes longitudes de U. pugettensis.

Longitud del Cefalotorax (mm)	Tamaño de Grano consumido ($\bar{X} \times 10^{-2}$ mm)	S
4.92	0.63	0.61
9.15	1.35	0.82
10.33	1.42	1.23
13.21	1.46	1.27
14.93	1.65	1.49
15.29	1.87	1.75
17.83	1.82	1.62
19.95	2.13	2.11
20.07	2.19	2.24
20.62	2.15	1.93
21.23	2.06	1.72

$$Y = 0.084X + 0.42$$

$$r(0.99) = 0.96$$

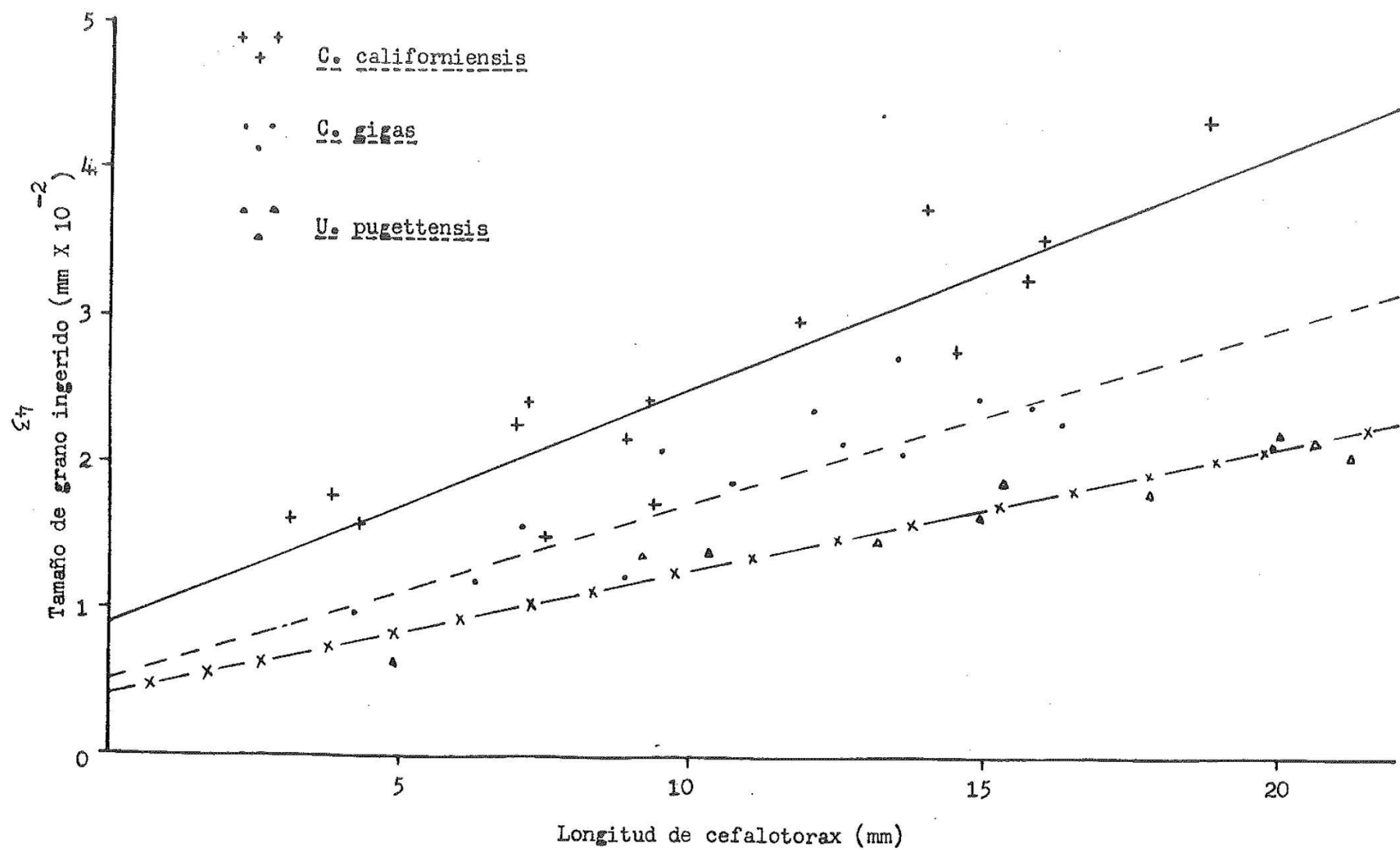


Fig. 5 Líneas de regresión del tamaño de grano ingerido contra la longitud del cefalotorax.

Considerando la distribución del tamaño o longitud de cada especie junto con el tamaño de partícula más comunmente utilizado se puede obtener el espectro de los diámetros de grano consumido por cada especie. Los resultados se encuentran en la Fig. 6, donde los límites verticales de los cuadros representan dos desviaciones estandar de la longitud del cefalotorax, y los límites horizontales representan una desviación estandar del diámetro de grano consumido. Las dos desviaciones estandar del largo del cefalotorax incluyen al 95% de las poblaciones totales, basándose en los individuos colectados. Esto asume una distribución normal para cada especie, lo que fue probado aplicando el estadístico χ^2 para ajuste a una distribución normal, aceptandose el ajuste al nivel de 95% de confiabilidad (C. californiensis χ^2 (.05,5)= 8.26; C. gigas χ^2 (.05,3)= 0.83; U. pugettensis χ^2 (.05,2)= 1.62).

La distribución de los granos ingeridos no mostró una diferencia significativa de una distribución normal según el análisis que se efectuó aplicando el estadístico χ^2 (χ^2 (.05,2)= 5.99).

La Fig. 6 indica que las tres especies tienen un area común de granos consumidos que se encuentra en los tamaños medios.

La superposición entre C. californiensis y C. gigas es amplia, de aproximadamente el 50%. C. gigas se superpone con U. pugettensis en las longitudes menores a 16.5mm de ésta última; C. gigas se superpone ampliamente con las otras dos especies.

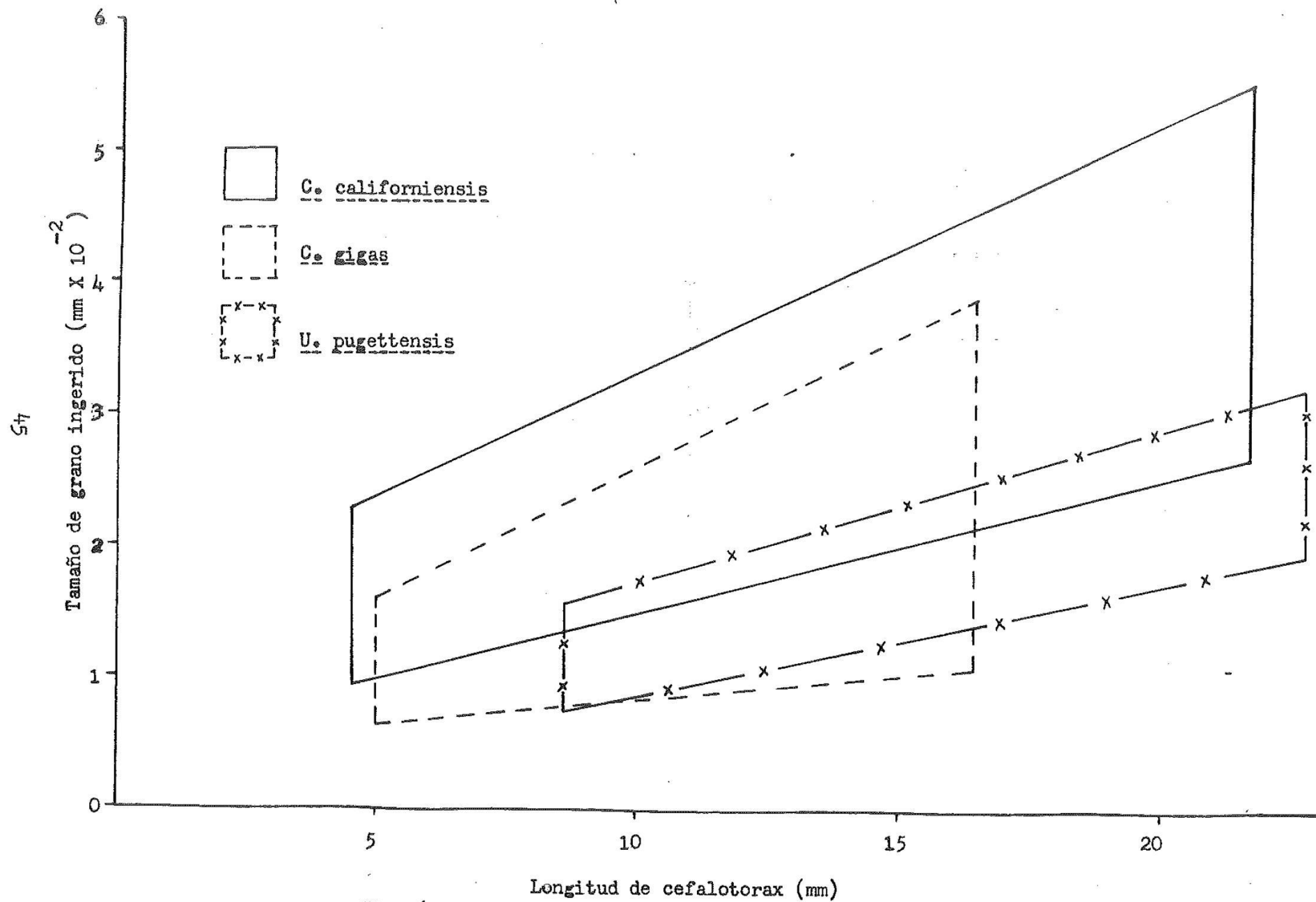
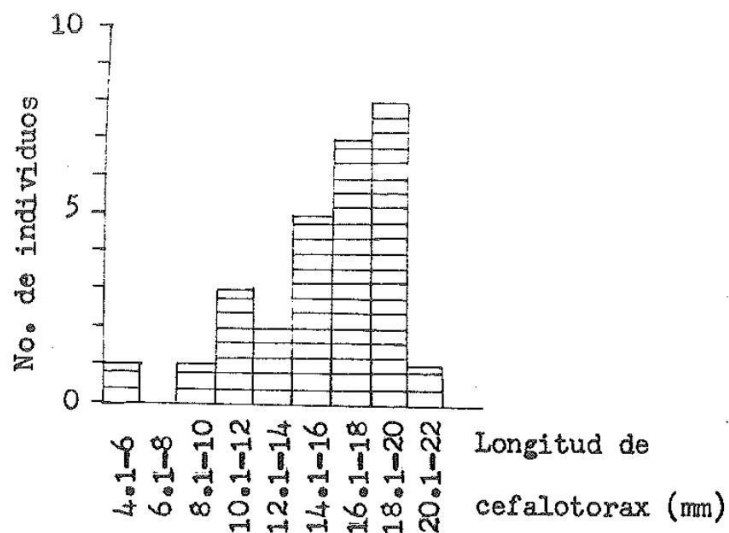


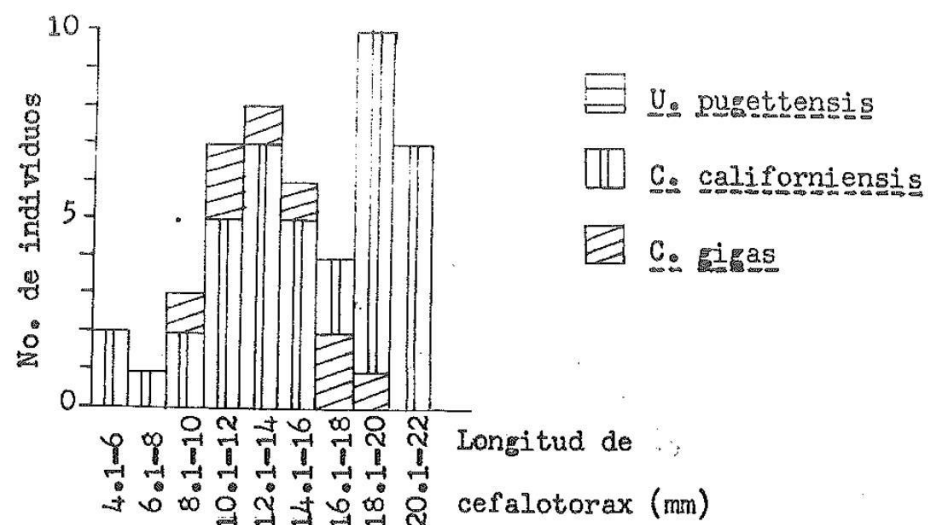
Fig. 6 Espectros de los tamaños de granos consumidos por especie.

6.8. Distribución de las longitudes de cefalotorax de las especies en los diferentes habitats.

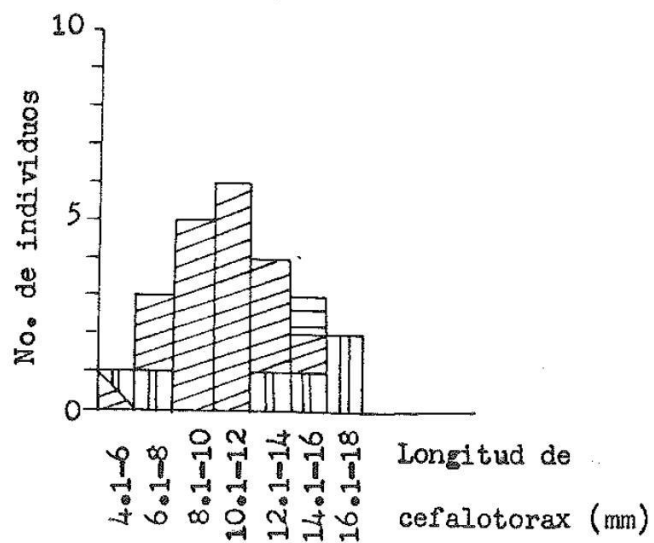
La Fig. 7 presenta la distribución de frecuencias de longitud de cefalotorax de las especies presentes en cada tipo de habitat. En los bancos de arcilla se observó que únicamente se encuentra a U. pugettensis. El habitat que representan las planicies arenosas se ve poblado por tamaños similares (entre 6.1mm y 18.0mm) de C. californiensis y C. gigas, que es también el caso de la zona de transición y el canal, donde en algunos tamanos (canal 6.1 a 14.0 - transición 4.1 a 18.0) se da una leve superioridad numérica de C. gigas. Y en un tamaño en el habitat del canal (entre 14.1 y 16.0mm) sucede lo mismo con U. pugettensis. En estos tres últimos habitats se presentan tamaños similares, y que de acuerdo a la Fig. 6 ingieren tamaños de grano del mismo diámetro ($\emptyset$ entre 1.35 y 2.47).



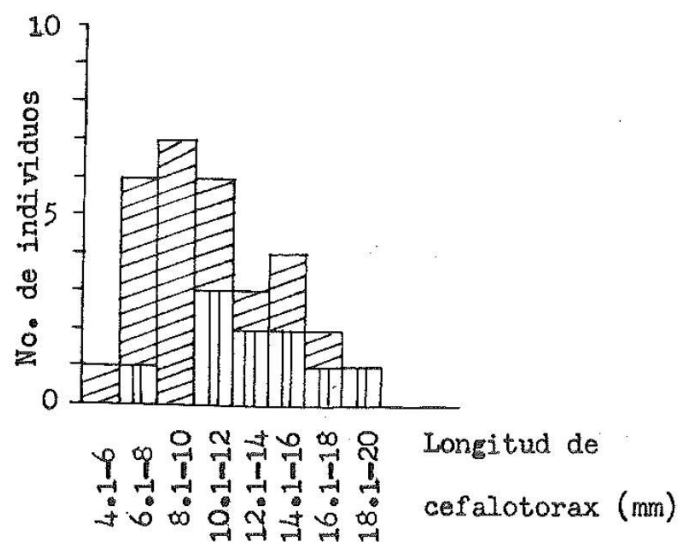
Arcilla



Arena



Canal



Transición

Fig. 7 Distribución de frecuencias de longitud de cefalotorax de las especies por habitat.

7. DISCUSION

Se encontró que la distribución y abundancia de las tres especies es bastante variable (Tablas 5 y 6), y su biomasa no mostró una correlación significativa con el tamaño medio de grano del sedimento en los 3 niveles de profundidad considerados (Tabla 7). No obstante lo anterior, la variación tanto horizontal como vertical de los parámetros del sedimento, permitió caracterizar cuatro habitats en forma similar a los trabajos de Driscoll y Brandon (1973) y Harman (1972). La distribución al relacionarse con estos habitats mostraron patrones distintos.

La conversión de la biomasa en gramos de peso seco, a porcentaje de la biomasa total para cada especie, independiza la distribución de las especies de su abundancia relativa y facilita las comparaciones (Colwell y Futuyma, 1971).

U. pugettensis ocupa principalmente un habitat, los bancos de arcilla, mientras que las dos especies de Callianasa se presentan en los tres habitats restantes. C. californiensis muestra preferencia por las planicies arenosas, y C. gigas por este mismo habitat y por la zona de transición, aunque también representa el porcentaje más alto de las 3 especies para el canal.

El número de habitats disponibles a un grupo de competidores potenciales puede ser visto como el factor limitante en situaciones competitivas (Andrewartha y Birch, 1954; Birch, 1957). Bajo estas circunstancias, las especies pueden aliviar la competencia especializándose por un habitat en particular, efectuando una partición efectiva de habitats entre ellas (MacArthur y Levins, 1964; Slatkin, 1974). Parece ser que existe cuando menos algún grado de partición de habitats y especialización entre las especies. La diferencia más pronunciada en preferencia de habitats ocurre entre los distintos

géneros (Tabla 7), donde las distribuciones son dependientes y con una fuerte asociación negativa (C. californiensis-U. pugettensis) o tienen una distribución independiente y con una baja asociación negativa (C. gigas-U. pugettensis).

Entre congeneres el grado de especialización en habitat se ve reducido y la probabilidad de competencia se ve incrementada, especies muy relacionadas, generalmente miembros del mismo género, exhiben una gran similitud en sus requerimientos ecológicos y en la utilización de recursos (Birch, 1957). Es entre estas especies donde se asume que la competencia más intensa ocurre (Williamson, 1972).

El alto grado de similitud en requerimientos de habitat de C. californiensis y C. gigas es indicado por la presencia de una distribución independiente, pero con un cierto grado de asociación positiva. Lo que significa que una disminución o aumento en la biomasa de cualquiera de las dos especies no tendrá ningún efecto en la distribución de la otra especie, más sin embargo tenderán a presentarse juntas. De lo que se deduce que algún otro factor diferente al tamaño de grano del sedimento regula los patrones de distribución de las dos especies del género Callianassa. A diferencia de lo anterior, la distribución de U. pugettensis parece ser regulada fuertemente por la interacción competitiva por habitats favorables en relación al tamaño de grano.

Varios autores mencionan algún factor regulador como: la presencia de alguna otra especie competidora o un depredador (Slatkin 1974), la presencia de un grupo de especies (Horn y MacArthur, - 1972), alguna combinación de factores físicos (Fenchel, 1975) o la competencia a lo largo del eje de otro recurso (Ayala, 1972; Schoener, 1974).

Los efectos de la depredación parecen ser mínimos en las poblaciones de callianasidos, removiéndose así la posibilidad de que éste factor controle la distribución de las especies. La interacción con otras especies de la infauna no ha sido estudiada satisfactoriamente, pero de acuerdo a los pocos estudios que se han hecho, parecen ser competidores por hábitat muy superiores por medio de su intensa actividad al construir madrigueras (Peterson, 1977; Ronan, 1975; Stevens, 1928). Con estas bases, se asume que la interacción competitiva con el resto de la infauna no es un factor de control.

Los factores físicos, como en el presente caso, en que se hace uso de medidas del sedimento, pueden tener gran influencia en la distribución, lo que se hace notar al analizar las distribuciones en los diferentes hábitats caracterizados de acuerdo al tamaño de grano del sedimento (Thorson, 1957).

Una medida de la generalidad de la distribución de las especies es también una medida del efecto de las condiciones del medio ambiente en la distribución de las especies (Maguire, 1967). La amplitud de nicho ilustra uno de los aspectos de esa relación, ya que se refiere a la uniformidad de la distribución de los individuos de una cierta especie entre los diferentes hábitats. Los valores de amplitud de nicho son la medida más sensible de la influencia de los factores del medio ambiente en la distribución de una especie, ya que indican la distribución real de las especies entre los hábitats físicamente diferentes (Meyer, 1974).

La superposición de nicho se define como la unión en el uso de el recurso hábitat por dos o más especies (Colwell y Futuyma, 1971) y, en este caso, al igual que en el trabajo de Ratchke, 1976) es la medida de la coocurrencia de las especies en los diferentes hábitats.

El efecto de las diferencias entre habitats en la determinación de las distribuciones de las diferentes especies se encuentra íntimamente ligado al cuarto posible factor, que es la competencia a lo largo del eje de otro recurso. La discusión de los valores de amplitud y superposición de nicho se hará más adelante para permitir aquí la consideración del cuarto factor.

La competencia usualmente se da por un recurso en una de tres dimensiones: alimento, espacio y tiempo (Schoener, 1974). Los efectos del tiempo no se consideraron en el presente trabajo, por lo que no se discutirá el tema. La competencia por espacio es posible que se dé en el caso presente, ya que es evidente cierta especialización y superposición en las preferencias de habitat. También parece existir cierta especialización en el uso del recurso sedimento ingerido, que se encuentra íntimamente ligado al alimento.

Ya que cada especie tiende a consumir partículas de un rango de tamaño característico, y el diámetro medio de las partículas ingeridas aumenta con relación al tamaño del cefalotorax de las tres especies (Fig. 5). Y la razón de cambio en el diámetro de las partículas ingeridas con respecto al aumento en la longitud del cefalotorax es diferente para cada especie, resulta que organismos del mismo tamaño de diferente especie consumen tamaños medio de grano diferentes.

La gráfica de superposición de los espectros de tamaño de grano ingerido (Fig. 6) revela que existe una considerable superposición entre las especies. Lo que puede interpretarse como que existen varios tamaños de organismos de las diferentes especies que pueden estar compitiendo potencialmente por un rango limitado de tamaños de grano. La superposición entre C. californiensis y U. puge-

ttensis es mínimo, ya que ocurre solamente en la frontera de sus rangos de consumo. C. gigas se superpone casi completamente con los rangos de las otras dos especies, de tal manera que se encuentra compitiendo potencialmente con ambas. Tanto C. californiensis como U. pugettensis mantienen relativamente un rango constante del diámetro de partículas ingeridas con respecto a incrementos en la longitud del cefalotorax, mientras que C. gigas muestra un marcado incremento en el rango en las longitudes mayores. C. californiensis consume las partículas de mayor diámetro y presenta la mayor razón de cambio entre el diámetro de partícula y la longitud. U. pugettensis consume las partículas de menor diámetro y presenta la menor tasa de cambio entre el diámetro de las partículas ingeridas y la longitud del cefalotorax. C. gigas presenta un comportamiento intermedio.

Desde el punto de vista del análisis trófico y de las preferencias de habitat, aparentemente la competencia juega un papel de variable importancia en la determinación de la distribución de las especies y de su abundancia. Se postula que U. pugettensis es la especie más especializada, ya que ocupa principalmente un solo tipo de sustrato y se alimenta de un rango distintivo y estrecho de partículas (Kohn, 1971; MacArthur y Levins, 1964). Los valores bajos de amplitud de nicho reflejan el rango tan restringido de habitats que ocupa U. pugettensis. Entonces U. pugettensis está especializada en una proporción particular de un recurso, y estará presente donde esa proporción ocurra. Cuando ella cambia, la abundancia de esta especie cambiará, y será reemplazada por las otras especies, las cuales pueden ser más efectivas en la utilización de esa proporción del recurso. De esto parece que los cambios en las proporciones del recurso sedimento son el factor principal en el control de la distribución de U. pugettensis, y la interacción competitiva parece no jugar un papel significativo.

La independencia en la distribución de C. gigas-U. pugettensis será discutida en conjunción con C. gigas.

Las especies C. californiensis y C. gigas muestran una baja especialización en la selección de habitat según las amplitudes de nicho, también se ve reflejado esto en la fuerte superposición de nicho entre estas dos especies. La distribución de C. californiensis así como la de U. pugettensis parece estar ligada a una cierta proporción del recurso sedimento, aunque no en forma tan estricta como para U. pugettensis; esto se puede observar en el alto porcentaje de biomasa presente en el habitat de la planicie arenosa, donde esta proporción cambia, se presenta en porcentajes bajos. La dominancia de C. californiensis en la planicie arenosa es probablemente el resultado de adaptaciones en la alimentación altamente especializadas y eficientes que pueden actuar reduciendo la competencia intra-específica permitiendo que varios tamaños utilicen simultáneamente el mismo recurso trófico (Lawlor y Smith, 1976). La especialización en microhabitats sensu MacArthur y Levins (1964) probablemente entre en efecto mediante adaptaciones en la región bucal (Lawlor y Smith, 1976).

La distribución de C. californiensis parece entonces estar controlada principalmente por el tamaño de grano presente en el sedimento, y en menor grado por competencia con otra especie.

La distribución de C. gigas parece ser la única que se encuentra controlada en mayor grado por la interacción competitiva, ya que la biomasa de esta especie es alta en aquellos habitats en que aquella de C. californiensis es baja. La distribución de C. gigas aparece negativamente asociada con U. pugettensis; asumiendo que esta última especie es especialista. En consecuencia pudiera ser que U. pugettensis ejerciera un efecto negativo sobre C. gigas. En los

habitats en que no aparece U. pugettensis y las condiciones parecen no ser muy favorables para C. californiensis, C. gigas domina, como es en el canal y la zona de transición. La única excepción aparece en la planicie arenosa, donde ocurren las dos especies de Callianassa. En este habitat, las categorías de tamaño de grano presentes son las distribuciones regulares de arenas medias a finas por las cuales las dos especies compiten. Así que la probabilidad de competencia puede ser alta pero el recurso puede no ser limitante como mencionan en sus trabajos Colwell y Futuyma (1971) y Ratchke (1976).

C. gigas se encuentra colocada así en la posición de tener que competir con otras dos especies a lo largo del gradiente de un recurso, sin poder ocupar una parte exclusiva del mismo.

Las zonas del canal y de transición representan áreas de constante cambio y movimiento, por lo tanto inestables (Reinech, 1967), y es ahí donde aparece una alta proporción de la población de C. gigas. Bajo estas condiciones, las dos especies más especializadas no desarrollan todo su potencial dando la oportunidad a ser ocupados por una especie más oportunista. C. gigas puede ser la clásica "especie fugitiva" de Horn y MacArthur (1971) y Slatkin (1974), pues la disponibilidad de parches de habitats vacantes temporalmente y tasas particulares de migración-extinción determinan la distribución de las especies. C. gigas finalmente aparece controlada en parte por el medio físico (abundancia de un recurso o disponibilidad y extensión de habitats particulares) y en parte por la interacción competitiva con U. pugettensis y C. californiensis.

8. CONCLUSIONES

Se concluye en base al trabajo realizado y a los análisis efectuados que:

1. U. pugettensis es el más especializado, presentandose en un rango pequeño de habitats, y consumiendo un rango estrecho de sustrato como alimento.
2. C. californiensis es más generalizado en ocupación de habitat, pero esta más restringido que C. gigas en su rango trófico.
3. C. gigas ocupa una gran gama de habitats y utiliza un rango amplio de tamaños de grano como alimento, por lo que aparece como la más generalista. Siendo más común en habitats transitorios, y en condiciones donde los recursos son temporalmente abundantes.
4. La distribución y abundancia de C. californiensis y U. pugettensis se ven determinadas principalmente por la abundancia de cierta proporción en el recurso sedimento.
5. La distribución y abundancia de C. gigas es controlada principalmente por la interacción competitiva con las otras dos especies.

9. RECOMENDACIONES

Se recomienda efectuar trabajos que incluyan otros factores tanto bióticos como abióticos, como es el análisis de la interacción con el resto de las especies de la infauna y con factores tales como pH, temperatura, salinidad y otros, así como la inclusión del factor tiempo.

10. LITERATURA CITADA

- Alvarez, M., G. De Ita, A. Gastelú, D. Re, e I. Vaillard , 1978. Estudio preliminar sobre Estructura y Dinámica poblacional de Callinasa californiensis Dana con observaciones en Upogebia pugettensis Dana (Crustacea:Decapoda:Thalassinidea) en el Estero de Punta Banda B.C. Reporte del curso de Ecología General. Biblioteca de la U.C.M. 26pp.
- American Society for Testing and Materials, 1966. Grain size analysis of soils. En ASTM standards, parte II. American Society for Testing and Materials, Philadelphia. pp. 191-202.
- Andrewartha, H.G. y L.C. Birch, 1954. The distribution and abundance of animals. Univ. of Chicago Press, Chicago. 782 pp.
- Ayala, F.J. 1972. Competition between species. Amer. Scientist 60:348-357.
- Barnes, R.S.K., D.B. Satelle, I.J. Everton, W. Nicolas y D.H. Scott 1976. Intertidal sands and interstitial fauna associated with different stages of salt-marsh development. Estuarine and Coastal Marine Science. 4:497-512.
- Birch, L.C. 1957. The meanings of competition. Amer. Natur. 91:5-18.
- Bouma, A.H. 1969. Methods for study of sedimentary structures. John Wiley and Sons, New York. 446 pp.
- Brian, M.V. 1952. J. Anim. Ecol., 21 (1):12-24 en Margalef, R. 1977. Ecología. Ediciones Omega. España. 951 pp.
- Brower, J.E. y J.H. Zar. 1977. Field and Laboratory methods for general ecology. Wm. C. Brown Publishers. U.S.A. 194 pp.

- Colwell, R.K. y D.J. Futuyma. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52:567-575.
- Cox, G.W. 1967. Laboratory manual of general ecology. W. C. Brown Co., Dubuque, Iowa. 161 pp.
- Driscoll, E.G. y D.E Brandon. 1973. Mollusc-sediment relationships in northwestern Buzzards Bay, Massachusetts, U.S.A. *Malacologia* 12:13-46.
- Elliott, T.M. 1971. Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. *Freshwater Biol. Assoc. Sci. Publ.* 25:144 pp.
- Fenchel, T. 1975. Factors determining the distribution of mud snails (Hydrobiidae). *Oecologia*. 20:1-17.
- Galehouse, J.E. 1971. Point counting. en R.E. Carver, ed. *Procedures in sedimentary petrology*. John Wiley and Sons, New York. pp. 385-408.
- Gause, G.F. 1934. *The struggle for existence*. Williams and Wilkins, Baltimore. 163 pp.
- Harman, W.N. 1972. Benthic substrates: their effect on freshwater mollusca. *Ecology*. 53:271-277.
- Heyer, W.R. 1974. Niche measurements of frog larvae from a seasonal tropical location in Thailand. *Ecology* 55:651-656.
- Horn, H.S. 1966. Measurement of overlap in comparative ecological studies. *Amer. Natur.* 100:419-424.

- Horn, H.S. y R.H. MacArthur. 1972. Competition among fugitive species in arlequin environment. *Ecology* 53:749-752.
- Hulbert, S.H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology* 59:67-77.
- Hutchinson, G.E. 1951. Copepodology for the ornithologist. *Ecology* 32:571-577.
- Hutchinson, G.E. 1961. The paradox of the plankton. *Amer. Natur.* 95:137-146.
- Hutchinson, G.E. 1965. The ecological theater and the evolutionary play. Yale Univ. Press, New Haven, Conn. pp. 45-52.
- Informe Bionómico preliminar sobre el Estero de Punta Banda. 1978. Tomo II. Reporte del curso de ecología general. Biblioteca U.C.M.
- Inman, D.L. 1952. Measures for describing the size distribution of sediments. *J. Sedimen. Petrol.* 22:125-145.
- Koch, A.L. 1974a. Coexistence resulting from an alternation of density dependent and density independent growth. *J. Theor. Biol.* 44:373-386.
- Koch, A.L. 1974b. Competitive coexistence of two predators utilizing the same prey under constant environmental conditons. *J. Theor. Biol.* 44:387-395.
- Kohn, A.J. 1971. Diversity, utilization of resources and adaptive radiation in shallow-water marine invertebrates of tropical oceanic islands. *Limnol. Oceanogr.* 16:332-348.

- Krebs, Ch.J. 1978. Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance. Harper and Row Publ. Inc. New York, U.S.A. 678 pp.
- Krumbein, W.C. 1938. Size frequency distribution of sediments and the normal phi curve. J. Sediment. Petrol. 8:84-90.
- Kukal, Z. 1971. Geology of recent sediments. Academic Press, London. 463 pp.
- Lawlor, L.R. y J.M. Smith. 1978. The coevolution and stability of competing species. Amer. Natur. 110:79-99.
- Lotka, A.J. 1925. Principles of physical biology, reimpreso como Elements of Mathematical Biology. Dover Press, New York. 460 pp.
- MacArthur, R.H. 1971. Patterns of terrestrial bird communities. En D.S. Farner y J.R. King, eds., Avian Biology. Academic Press, New York. 1:189-221.
- MacArthur, R.H. y R. Levins. 1964. Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment. Proc. Nat. Acad. Sci. 51:1207-1210.
- MacGinitie, G.E. 1930. Natural history of the mud-shrimp Upogebia pugettensis. Ann. Mag. Nat. Hist. 6:36-44.
- MacGinitie, G.E. 1934. The natural history of Callianassa californiensis Dana. Amer. Midl. Natur. 15:166-177.
- Maguire, B. 1967. A partial analysis of the niche. Amer. Natur. 101:515-523.

Mangum, C.P. 1964. Studies on speciation in maldanid polychaetes of the North American Atlantic coast. II. Distribution and competitive interaction of five sympatric species. Limnol. Oceanogr. 9:12-26

McBride, E.F. 1971. Mathematical treatment of size distribution data. en R.E. Carver, ed. Proc. in Sediment. Petrol. John Wiley and Sons, New York. pp. 109-128.

McNulty, J.K., R.C. Work y H.B. Moore. 1962. Some relationships between the infauna of the level bottom and the sediment in South Florida. Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb. 12:204-233.

Margaleff, R. 1977. Ecología. Ediciones Omega. España, 951 pp.

Odum, E.P. 1972. Ecología. Nueva Editorial Interamericana, México 639 pp.

Peterson, C.H. 1977. Competitive organization of the soft-bottom macrobenthic communities of Southern California lagoons. Mar. Biol. vol. 43(4):343-359.

Phillips, P.J. 1971. Observations on the biology of the mud-shrimp of the genus Callianassa (Anomura:Thalassinidae) in Mississippi Sound. Gulf Res. Rep. 3(2):165-196.

Pielou, E.C. 1977. Mathematical ecology. John Wiley and Sons, U.S.A. 384 pp.

Poole, R.W. 1974. An introduction to quantitative ecology. Mc Graw Hill Koga Kusha, Ltd. Tokio 532 pp.

Ratchke, B.J. 1976. Competition and coexistence within a guild of herbivorous insects. *Ecology* 57:76-87.

Ronan, T.E. 1975. Structural and paleoecological aspects of a modern marine soft-sediment community: an experimental field study. Ph. D. Thesis, Univ. California, Davis. 220 pp.

Sanders, H.L. 1960. Benthic studies in Buzzards Bay. III. The structure of the soft-bottom community. *Limnol. Oceanogr.* 5:138-153.

Schoener, T.W. 1974. The compression hypothesis and temporal resource partitioning. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 71:4169-4172.

Secretaría de Marina, 1974. Estudio geográfico de la región de Ensenada B.c.

Siegel, S. 1979. Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta. Ed. Trillas, México 346 pp.

Skellam, J.G. 1951. Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* 38:196-218.

Slatkin, M. 1974. Competition and regional coexistence. *Ecology* 55:128-134.

Sokal, R. y J. Rohlf. 1969. Biometry. W.H. Freeman and Company. San Francisco 776 pp.

Stevens, B.A. 1928. Callianasidae from the west coast of North America. *Publ. Puget Sound Mar. Biol. Sta.* 6:315-369.

Thorson, G. 1957. Bottom communities (Sublittoral or Shallow shelf) en Treatise of Marine Ecology and Paleoecology. ed. J.W. Hedgpeth. Memoir 67 Geological Society. 1:461-534.

Van Straaten, L.M.J.V. 1961. Sedimentation in tidal flat areas. J. Alberta Soc. Petrol. Geol. 9:203-236.

Vollenwelder, R.A. 1969. A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. IBP Handbook No. 12. Blackwell Scientific, Oxford. 213 pp.

Volterra, V. 1928. Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. J. du Conseil. Inter. pour L'explor. de la Mer. 3:3-5.

Volterra, V. 1931. Lecons sur la theorie mathematique de la lutte pour la vie. Cahiers Scientifiques F. Ganthiers Villars, Paris.

Williamson, M. 1972. The analysis of biological populations. Edw, Arnold, London. 170 pp.

APENDICE

Gráficas de probabilidad de distribución del tamaño de grano del sedimento para cada una de las estaciones de los 2 transectos.

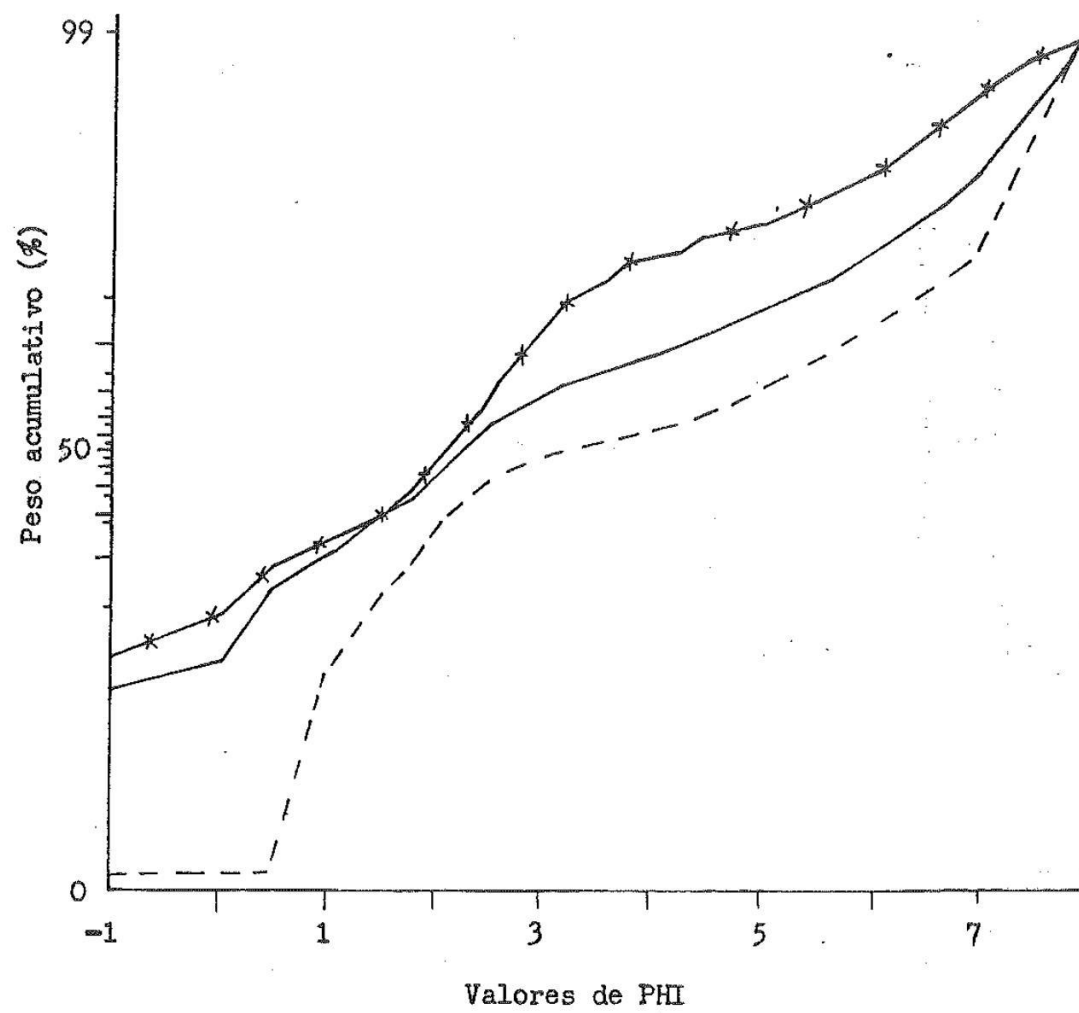
Simbología del apéndice.

— — — — Profundidad 0 cm.

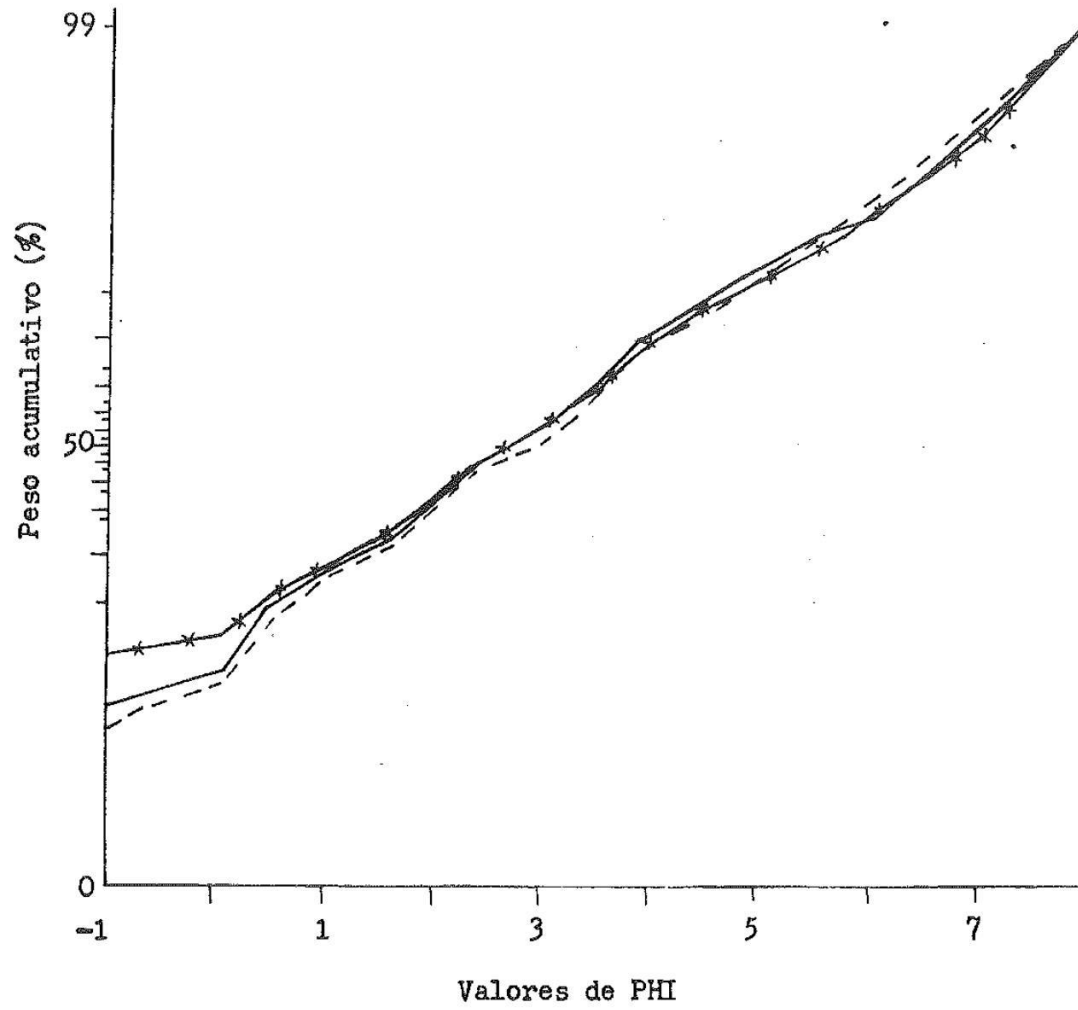
———— Profundidad 20 cm.

* * * * Profundidad 40 cm.

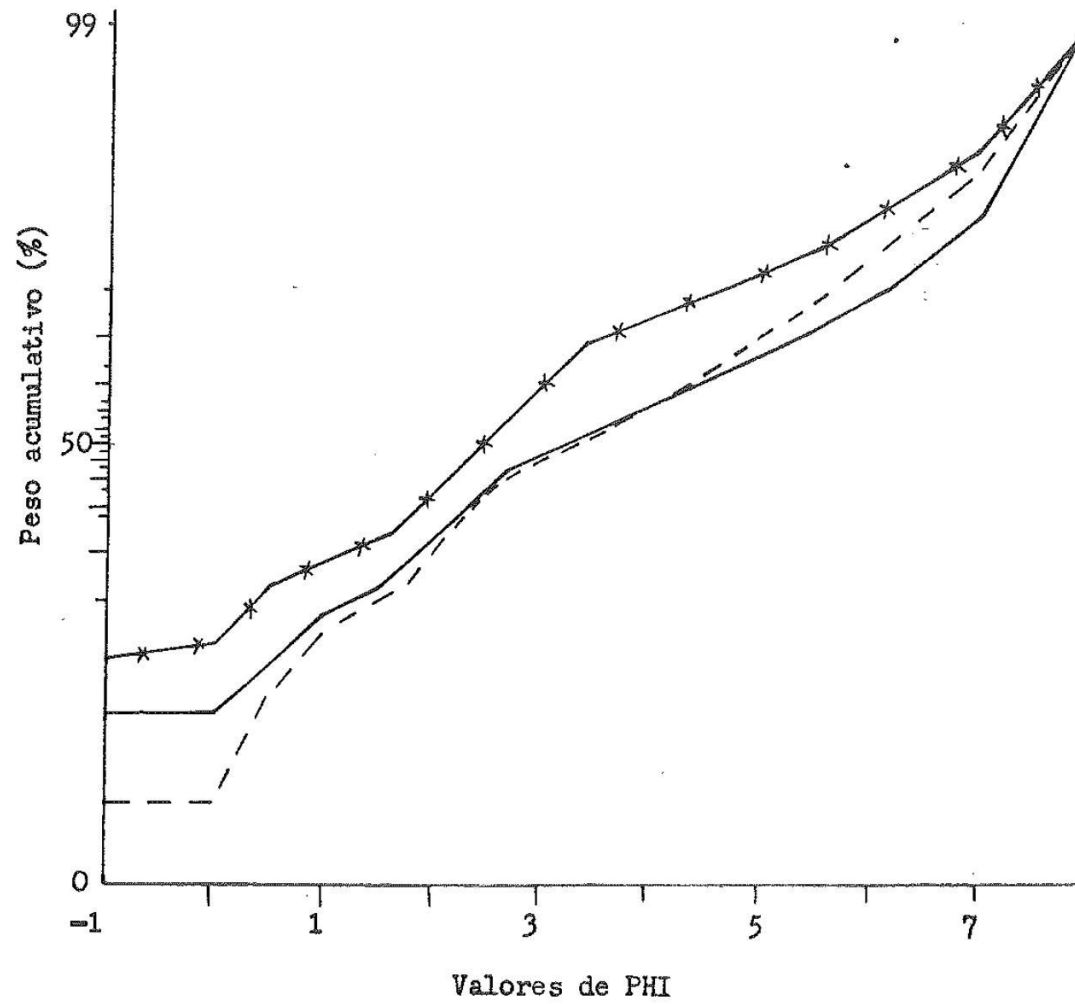
Transecto 1 Estación 1



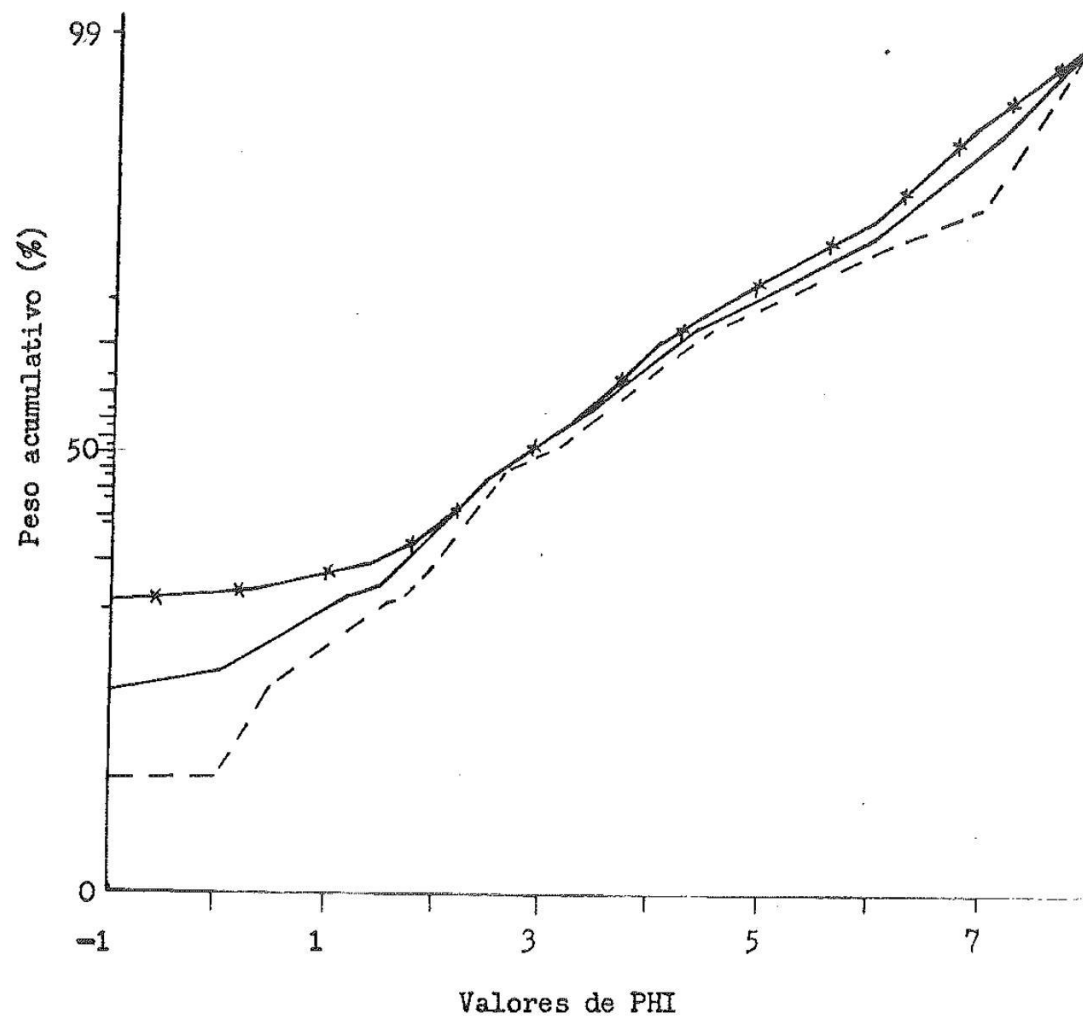
Transecto 1 Estación 2



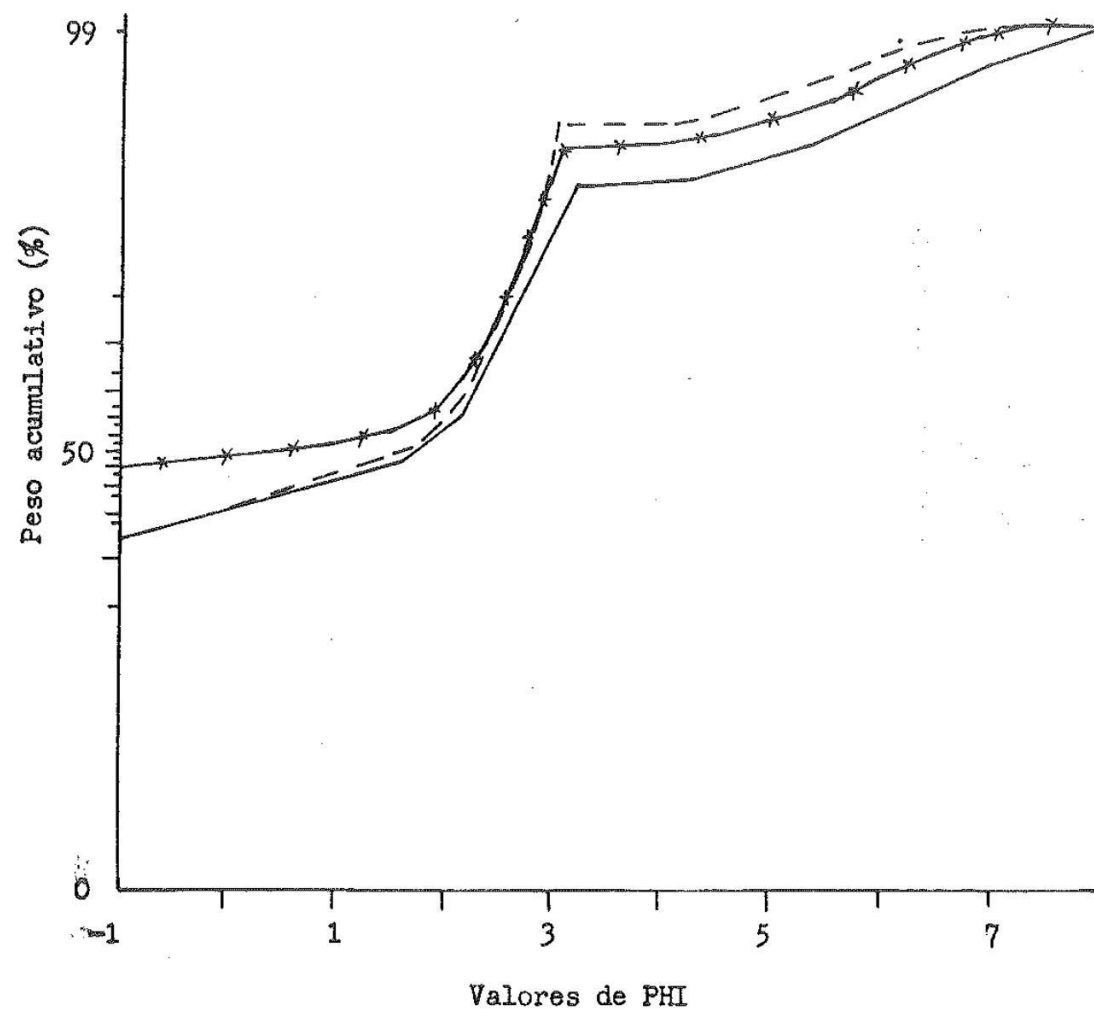
Transecto 1 Estación 3



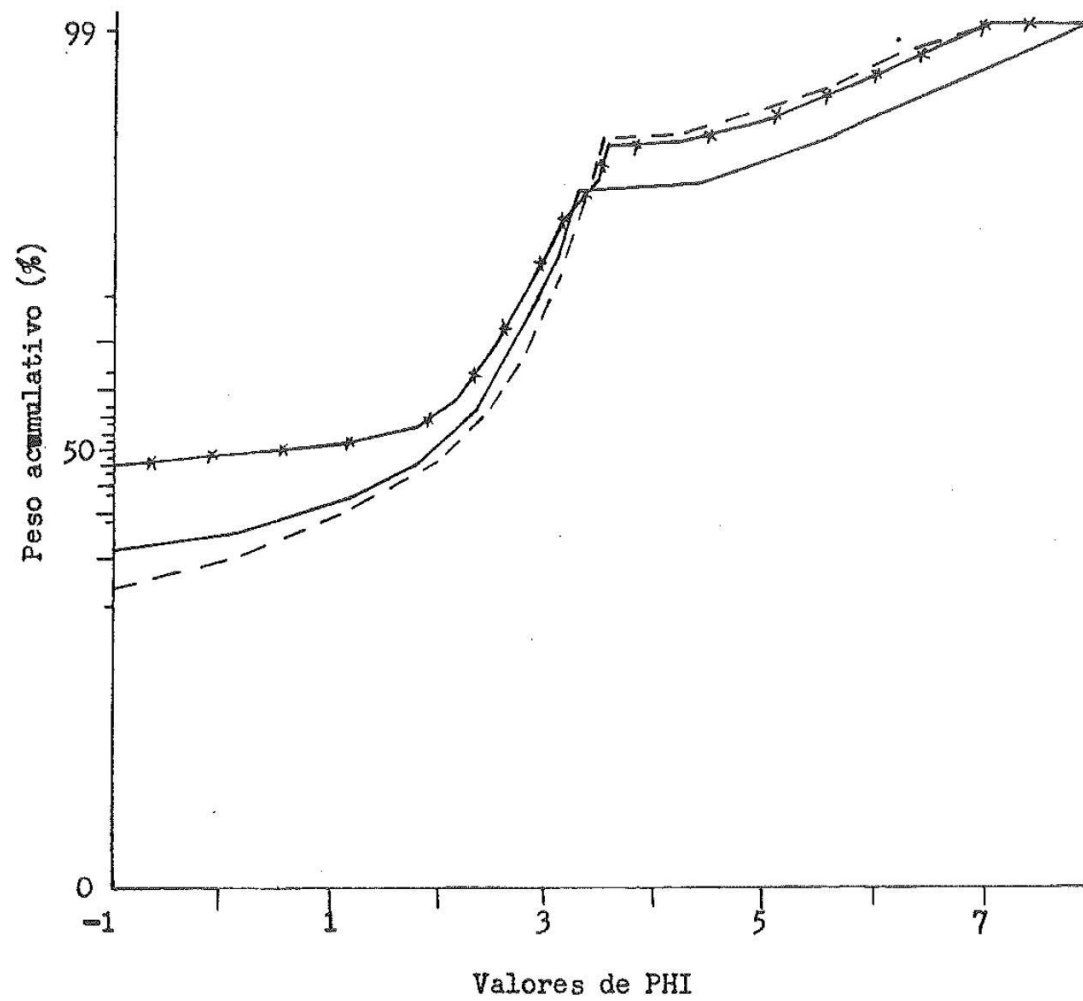
Transecto 1 Estación 4



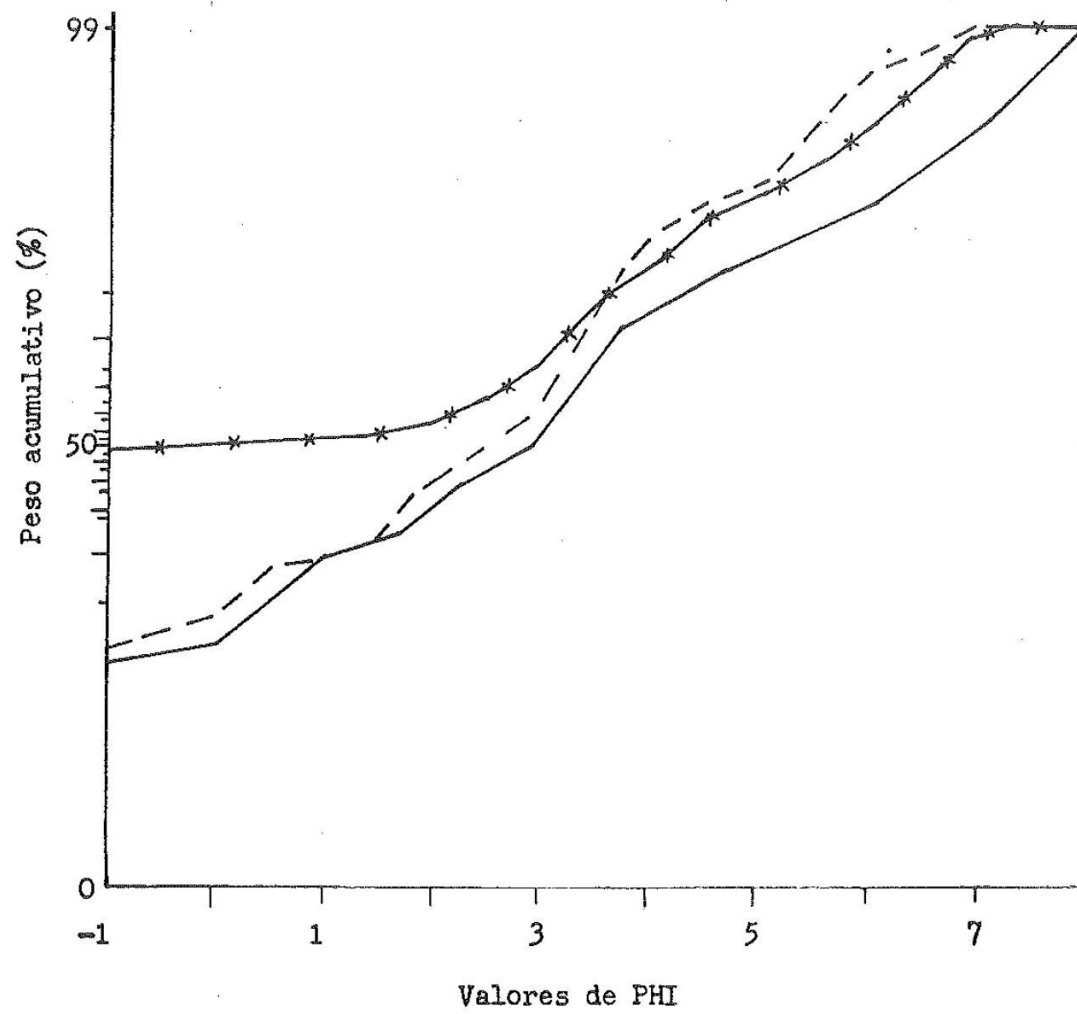
Transecto 1 Estación 5



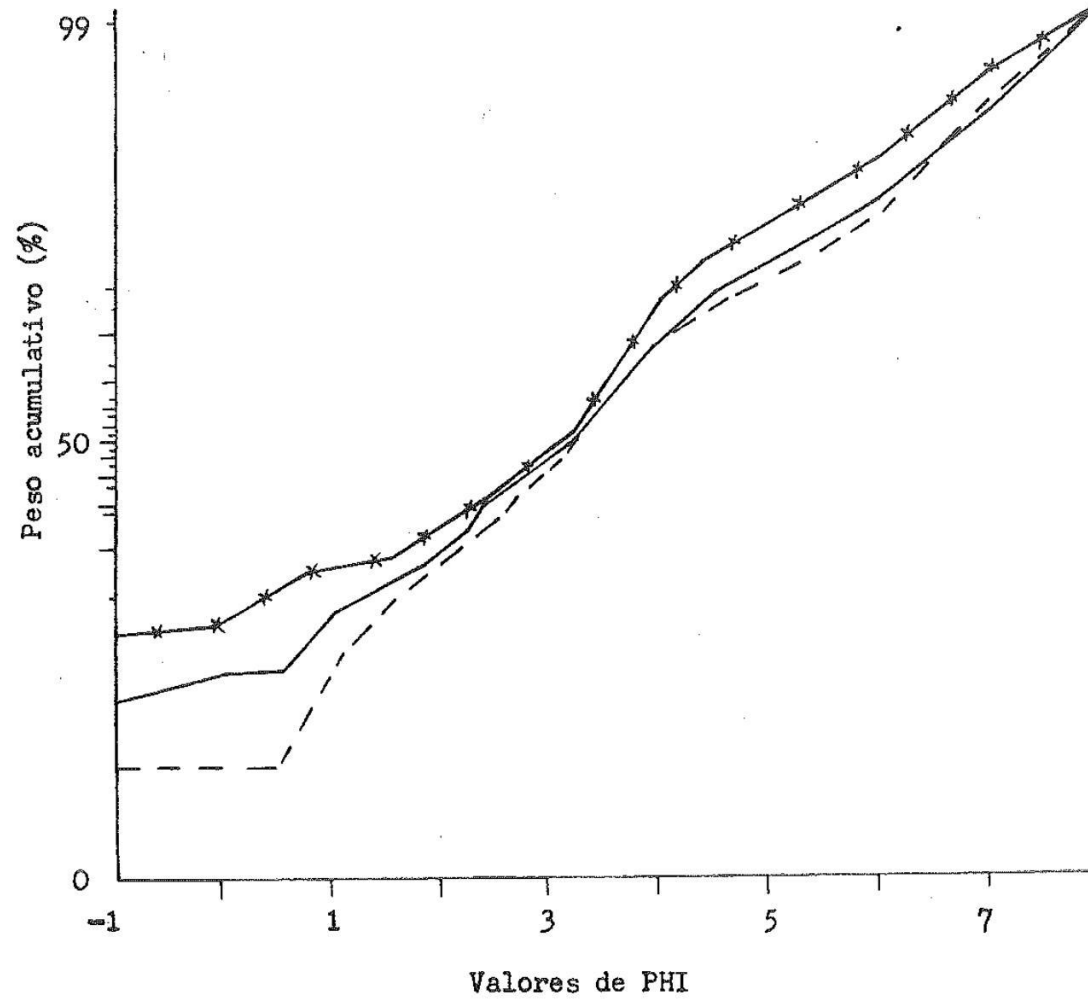
Transecto 1 Estación 6



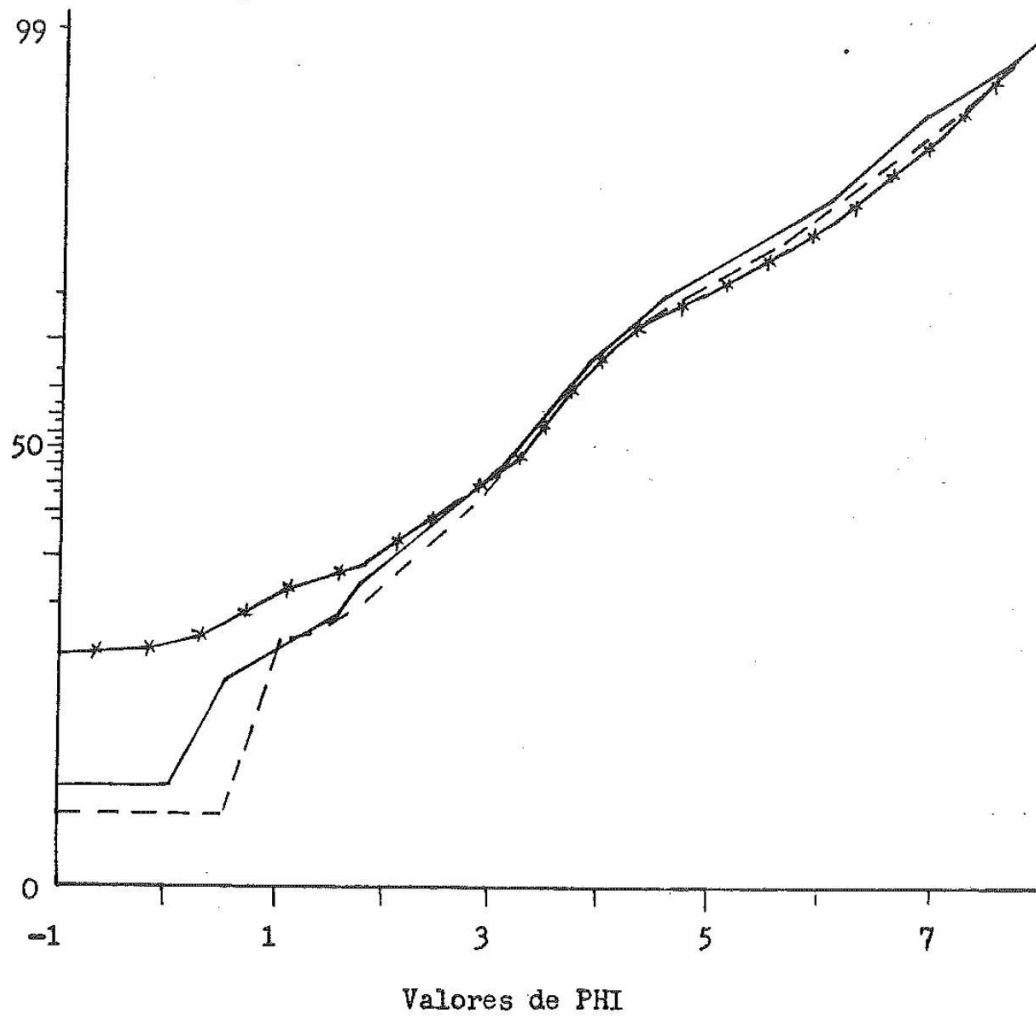
Transecto 1 Estación 7



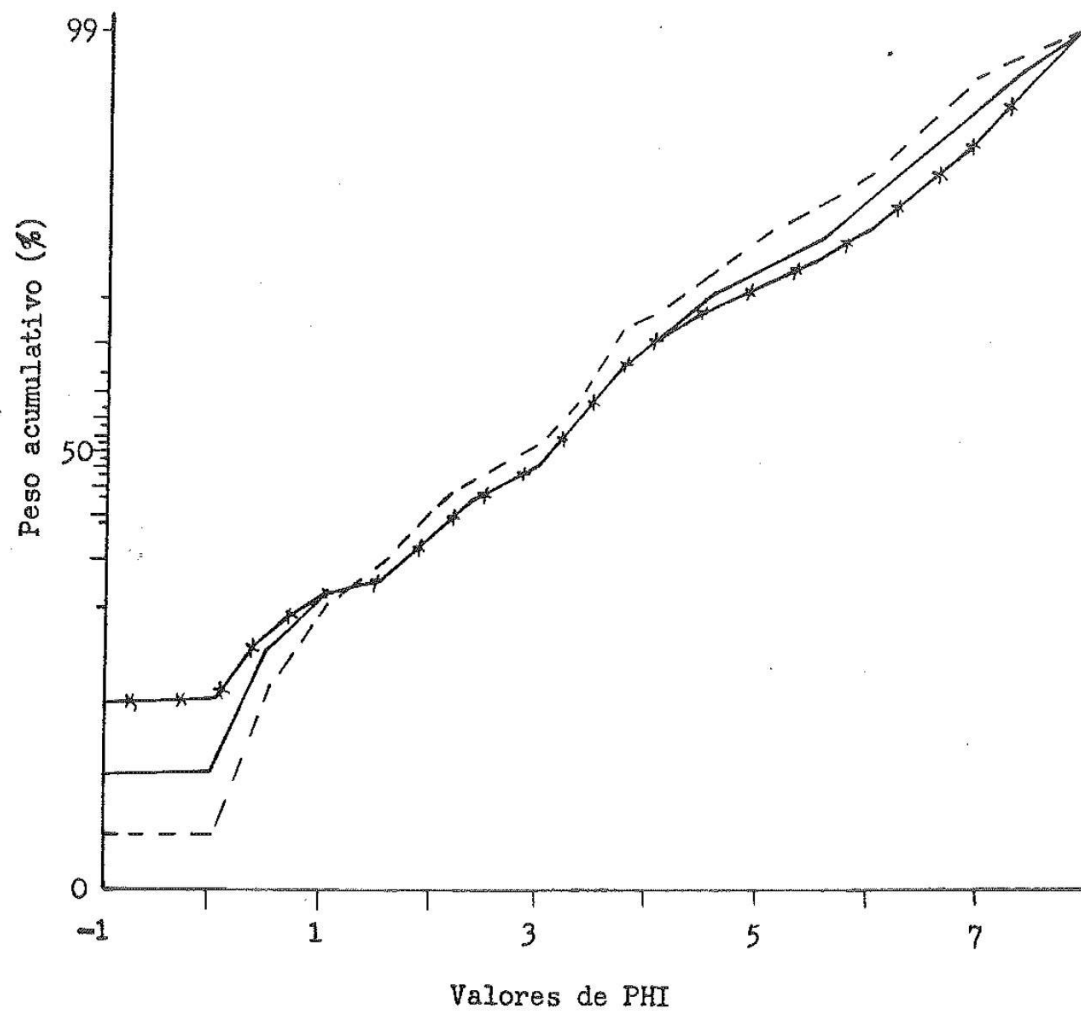
Transecto 1 Estación 8



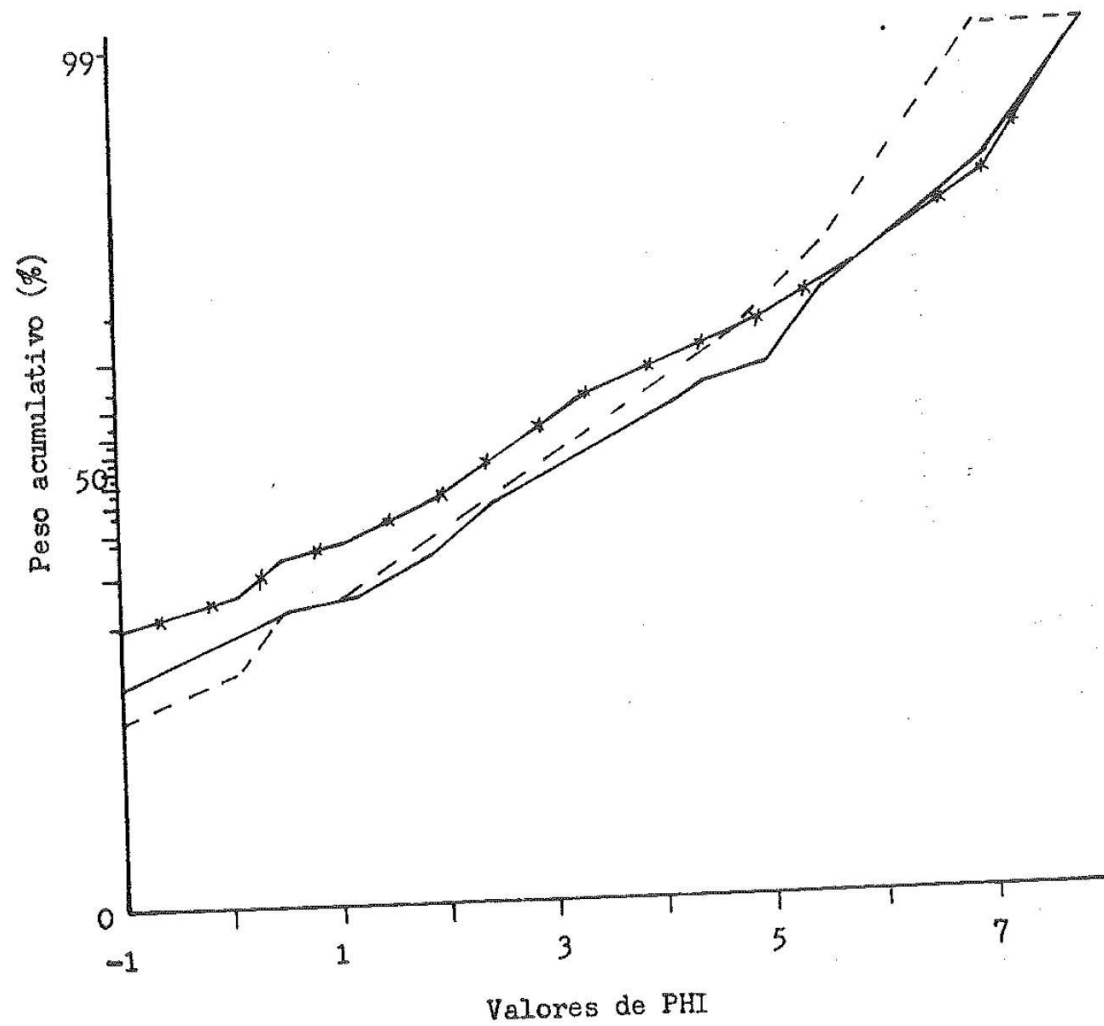
Transecto 1 Estación 9



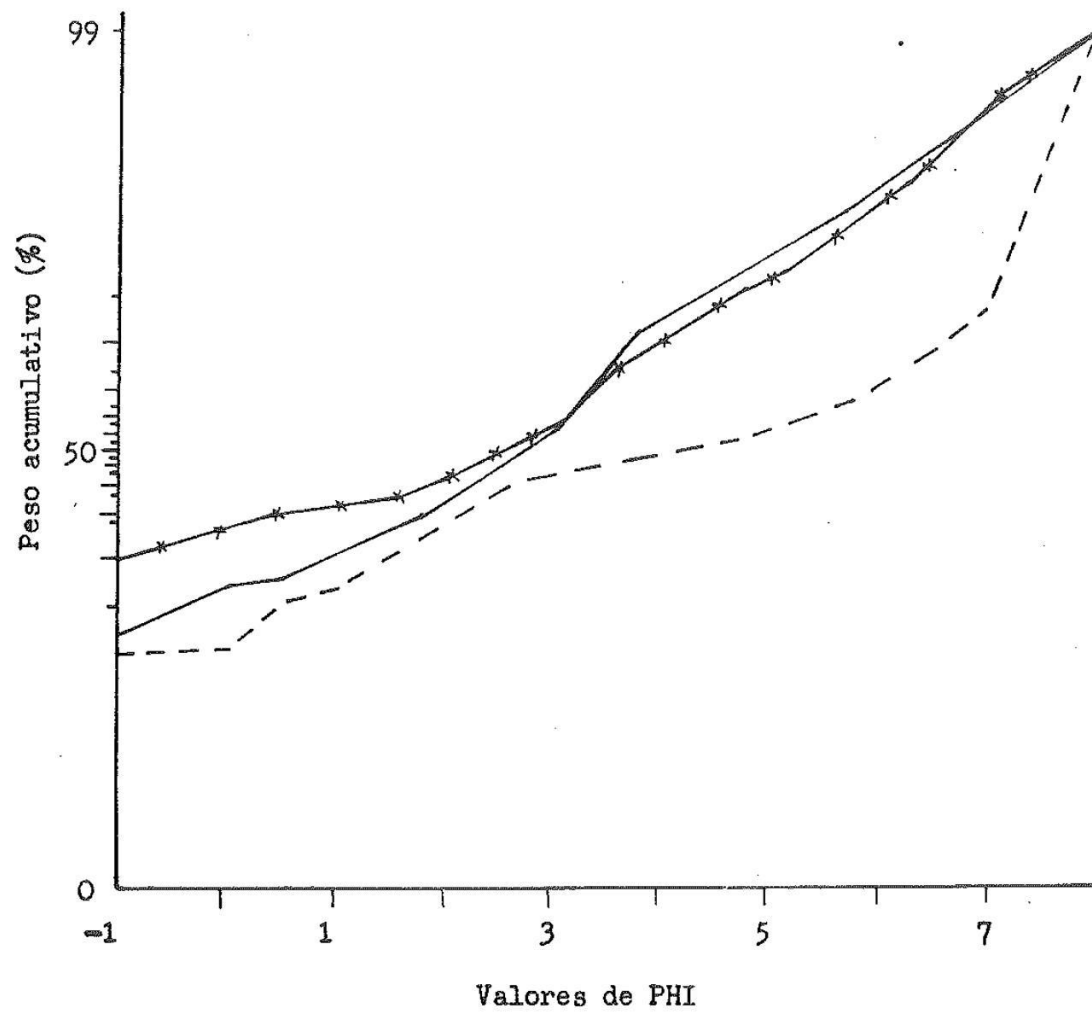
Transecto 1 Estación 10



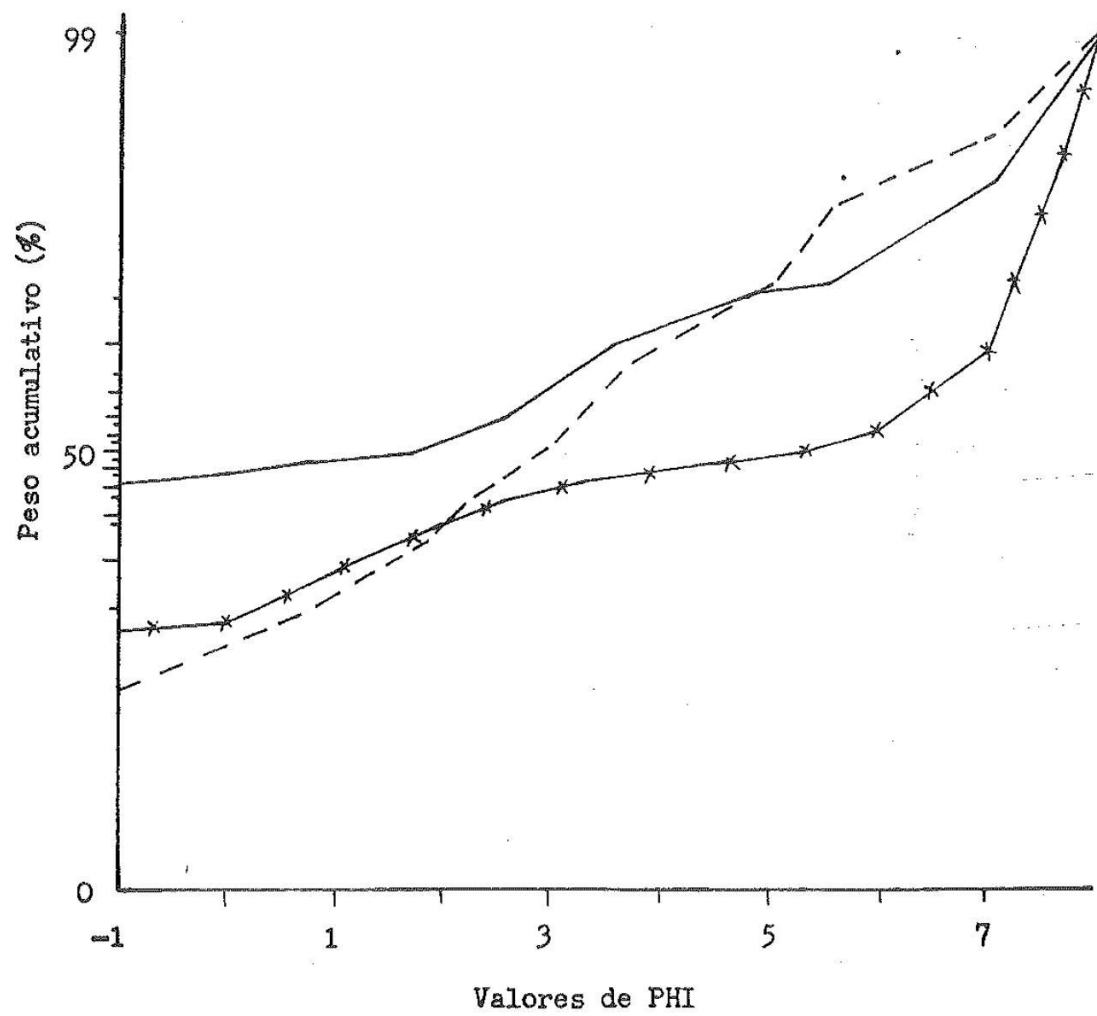
Transecto 2 Estación 1



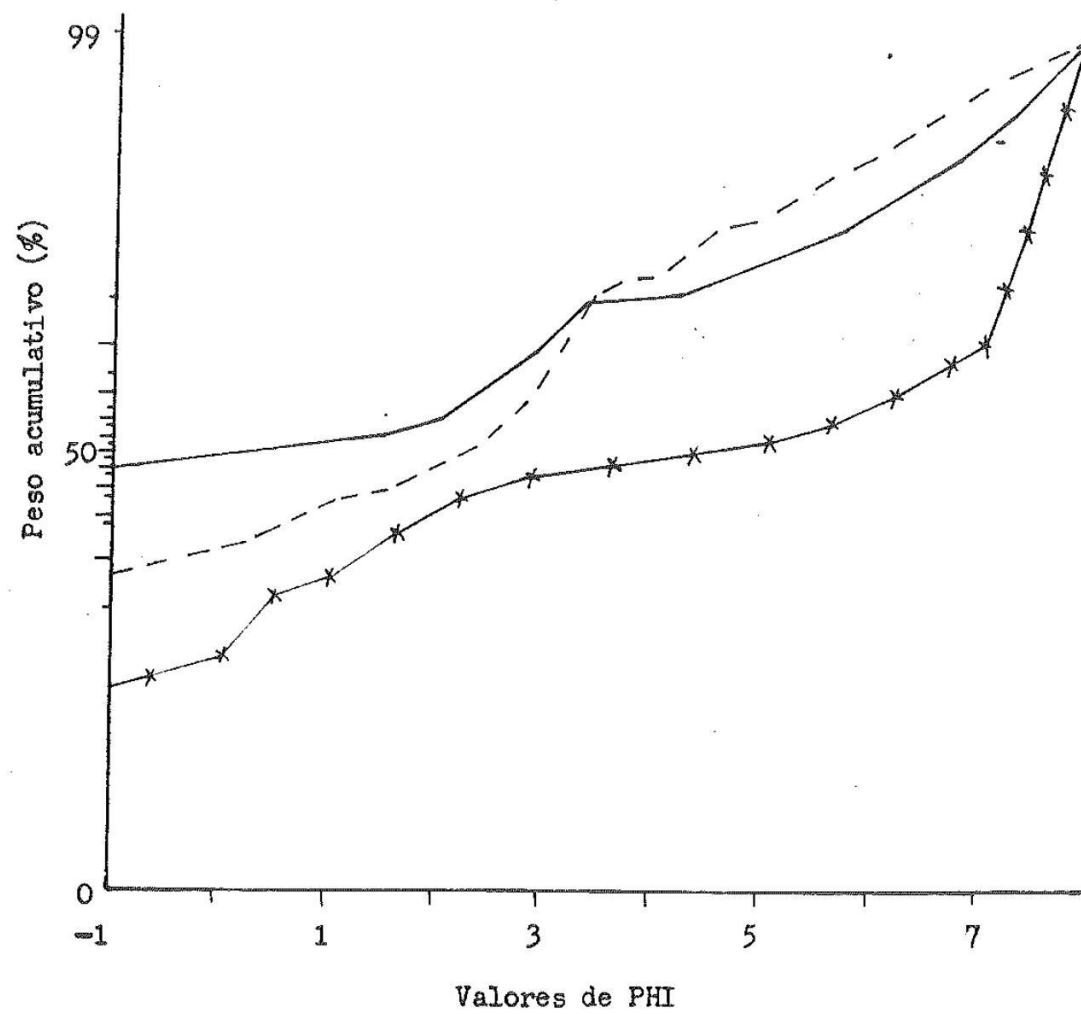
Transecto 2 Estación 2



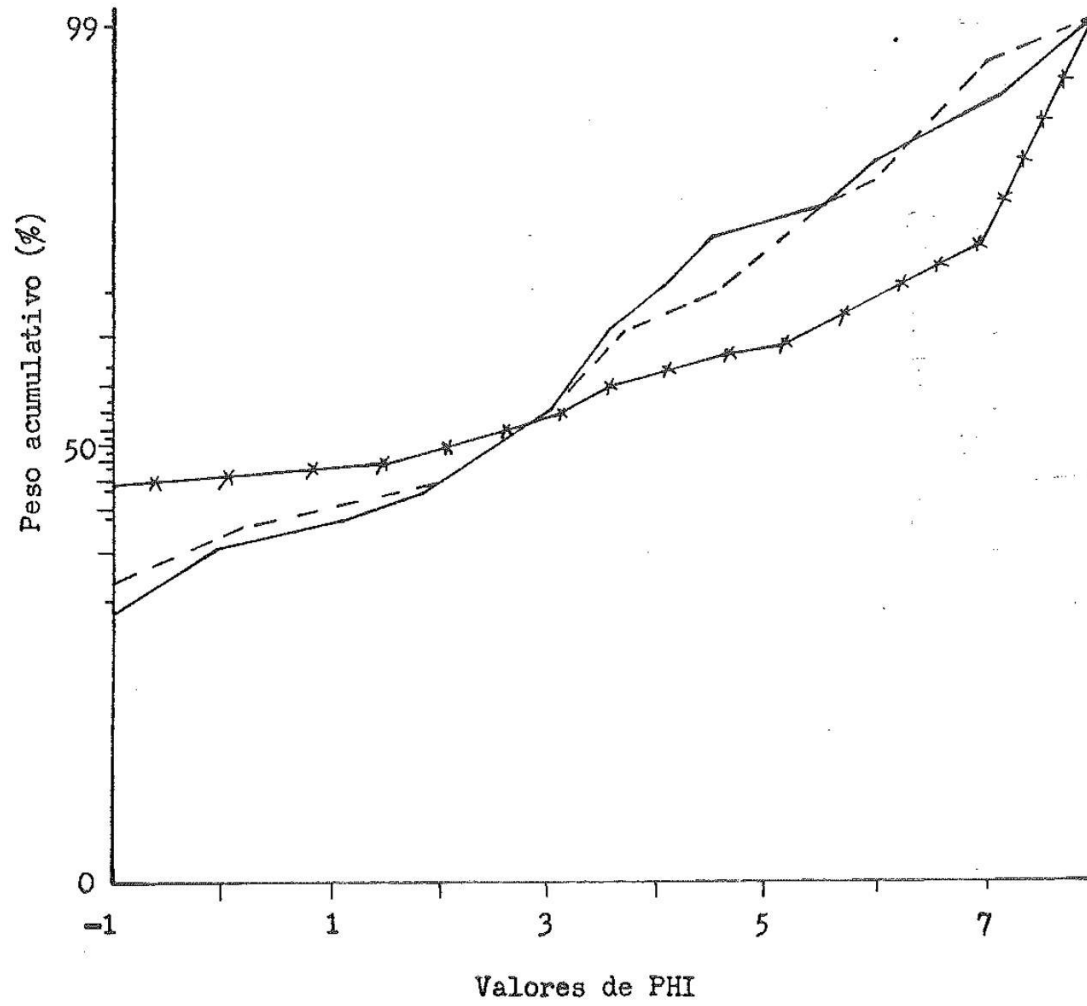
Transecto 2 Estación 3



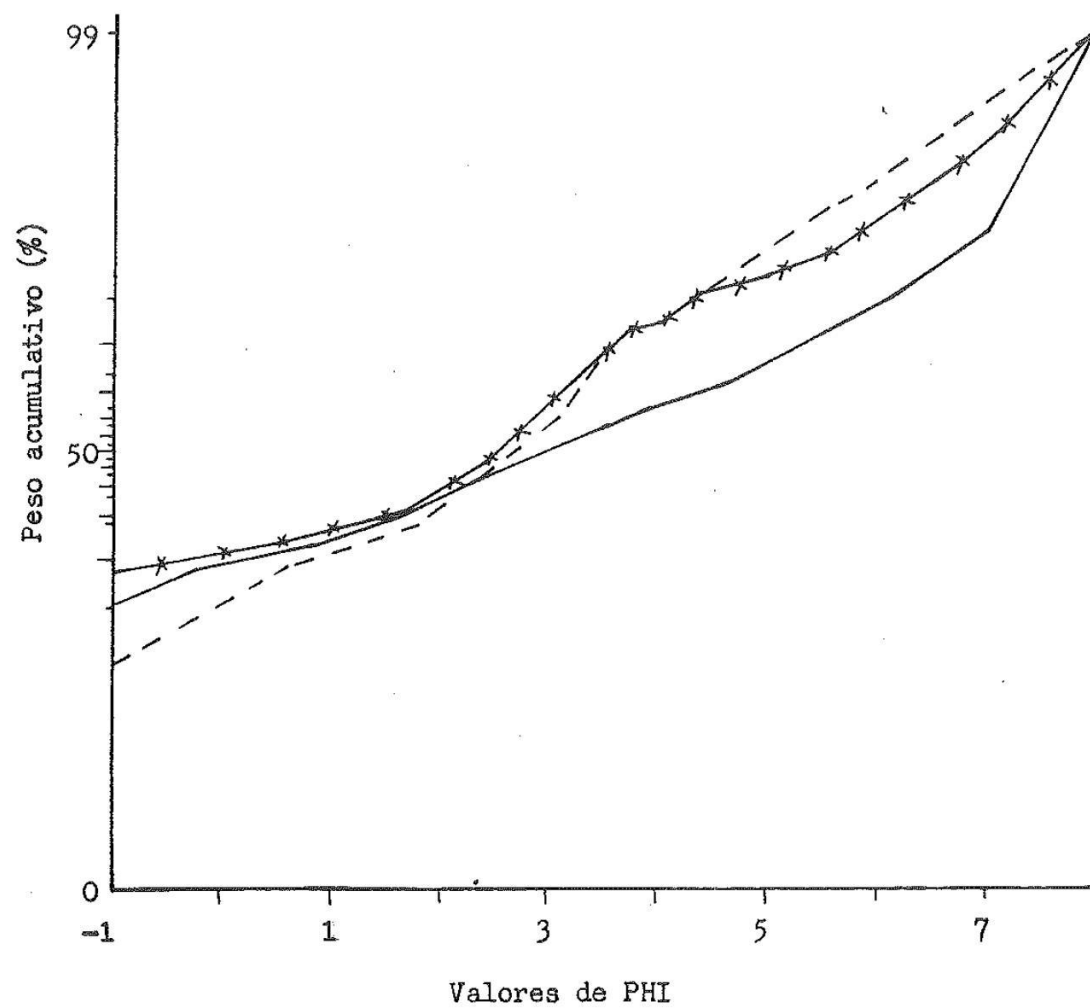
Transecto 2 Estación 4



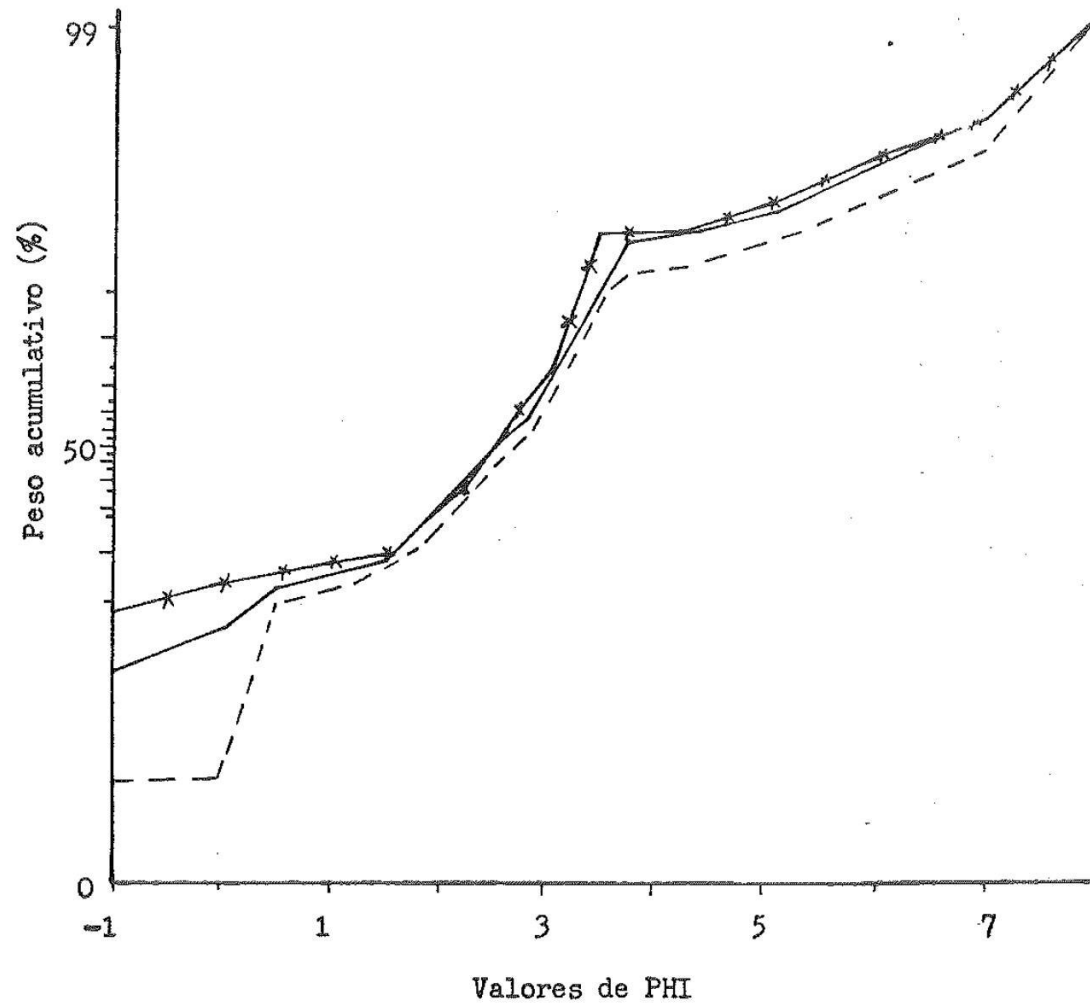
Transecto 2 Estación 5



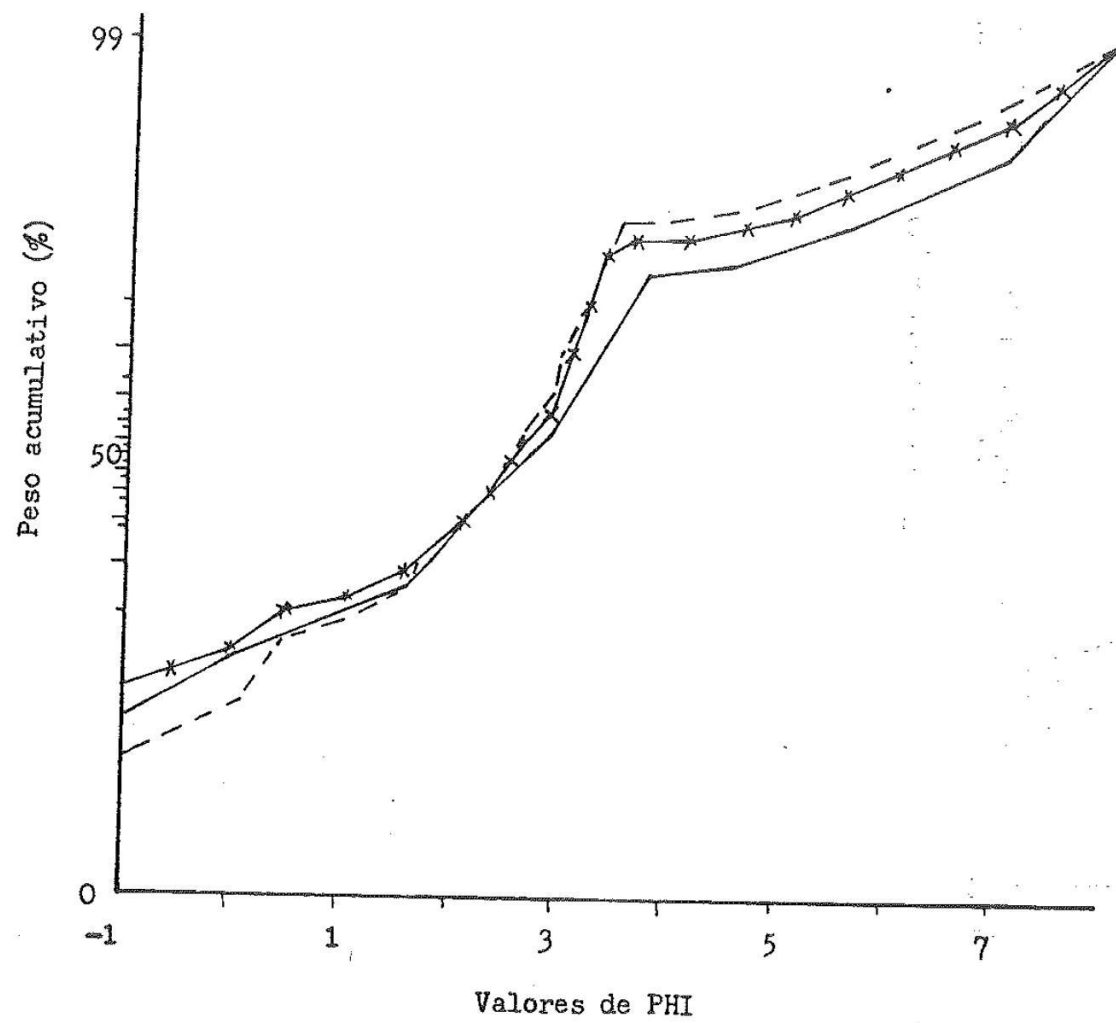
Transecto 2 Estación 6



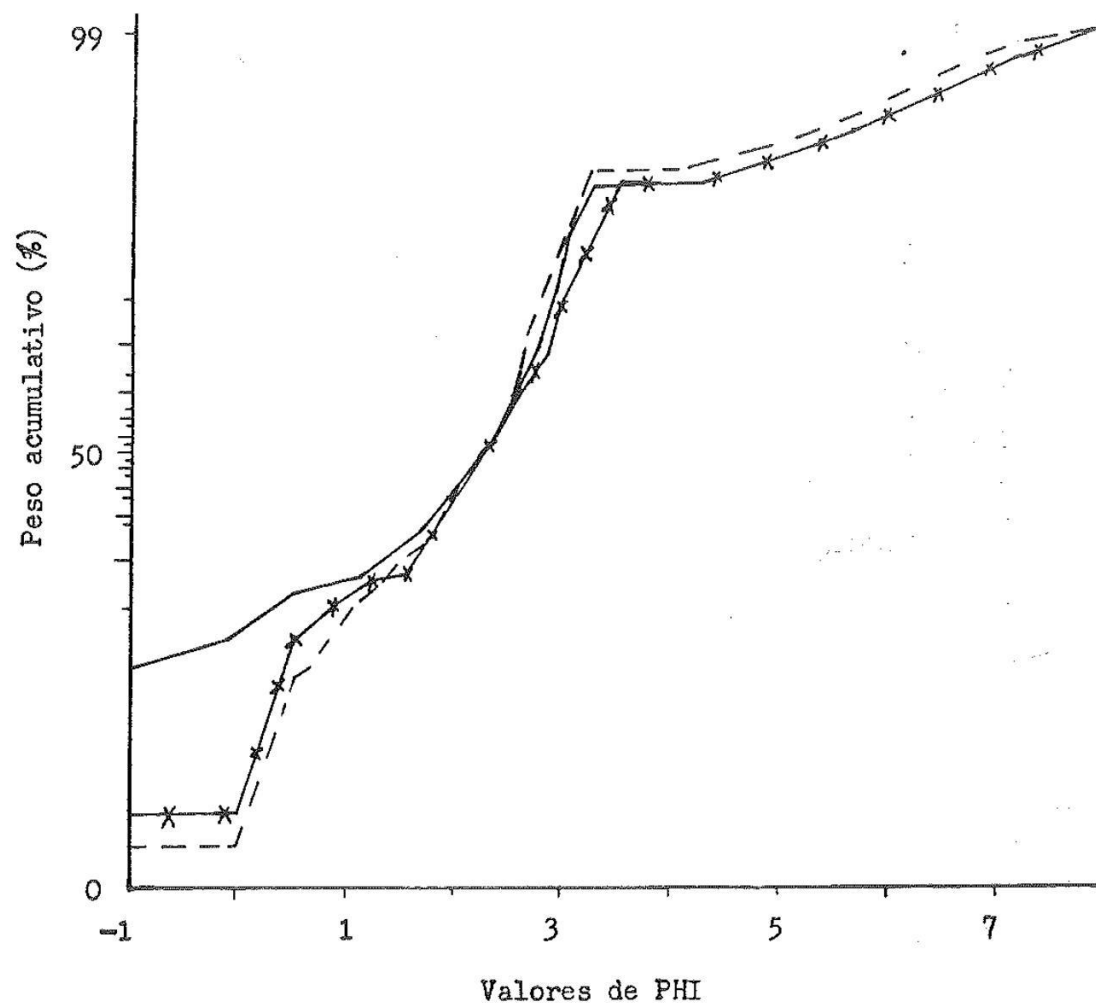
Transecto 2 Estación 7



Transecto 2 Estación 8



Transecto 2 Estación 9



Transecto 2 Estación 10

